

ÜBERTRAGUNGSEIGENSCHAFTEN VON
MECHANOREZEPTOREN BEI INSEKTEN.

MORPHOLOGIE? MECHANIK UND ELEKTRO-
PHYSIOLOGIE DER WINDEMPFINDLICHEN
REZEPTOREN AUF DEM KOPF DER
WANDERHEUSCHRECKE
LOCUSTA MIGRATORIA.

ULRICH SMOLA

1970



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548322_0037

ÜBERTRAGUNGSEIGENSCHAFTEN VON
MECHANOREZEPTOREN BEI INSEKTEN.

MORPHOLOGIE, MECHANIK und ELEKTROPHYSIOLOGIE
DER WINDEMPFINDLICHEN REZEPTOREN AUF DEM KOPF
DER WANDERHEUSCHRECKE LOCUSTA MIGRATORIA.

Inaugural - Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Ludwig - Maximilians - Universität
zu München

vorgelegt von

ULRICH SMOLA

aus

München

1970



1. Berichterstatter: **Prof. Dr. Dr.h.c. H. Autrum**

2. Berichterstatter: **Prof. Dr. H. J. Becker**

Tag der mündlichen Prüfung: **4. Februar 1970**

Herrn Professor Dr. Dr.h.c. H. Autrum sei
für seine großzügige Unterstützung der
Arbeit und für die Bereitstellung eines
Arbeitsplatzes herzlich gedankt.

Inhaltsverzeichnis

Seite

I. Topographie, Morphologie und Mechanik der Sinneshaare.

A. EINLEITUNG	1
B. VERSUCHSTIRE	2
C. TOPOGRAPHIE DER SINNESHAARE	2

Methoden,

Ergebnisse,

1. Lage der Haarfelder,
2. Verteilung der Haarlängen,
3. Lage der Haare innerhalb der Felder.

D. BAU DER SINNESHAARE	6
----------------------------------	---

Methoden,

Ergebnisse.

E. RICHTUNGSABHÄNGIGKEIT DER AUSLENKEMPFLINDLICHKEIT	8
--	---

Methoden,

Ergebnisse.

F. STRÖMUNGSMECHANISCHE UNTERSUCHUNGEN	10
--	----

Methoden,

Ergebnisse,

1. Haarauslenkung in Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit,
2. Haarauslenkung in Abhängigkeit vom Winkel α ,
3. Haarauslenkung in Abhängigkeit vom Winkel φ .

G. DISKUSSION	16
-------------------------	----

II. Das stationäre Verhalten von Rezeptorpotential und Impulsrate.

A. EINLEITUNG	22
-------------------------	----

B. METHODEN	23
-----------------------	----

1. Präparation,
2. Elektroden und Ableitung,
3. Verstärkung,
4. Reizung,
5. Temperatur,
6. Versuchsaufbau und -ablauf.

C. ALLGEMEINE EIGENSCHAFTEN DES REZEPTORS	28
1. Ruheaktivität,	
2. Impulsform,	
3. Rezeptorpotential.	
D. ZEITLICHER VERLAUF DER SPRUNGANTWORT	29
1. Rezeptorpotential,	
2. Impulsrate.	
E. STATIONÄRES VERHALTEN	30
1. Reizamplitude (Kennlinie),	
2. Reizrichtung (Richtdiagramm),	
3. Temperatur (Q_{10}).	
F. DISKUSSION	33

III. Analyse der Übergangsfunktion des Rezeptorpotentials.

A. EINLEITUNG	35
B. METHODEN	35
C. ERGEBNISSE	36
D. DISKUSSION	38

IV. Bestimmung der ungestörten Impulsfolge.

A. EINLEITUNG	39
B. METHODEN	40
C. ERGEBNISSE	40
D. DISKUSSION	41

LITERATURVERZEICHNIS	42
--------------------------------	----

Die Arbeit enthält 30 Abbildungen und 7 Tabellen

I. Topographie, Morphologie und Mechanik der Sinneshaare

=====

A. EINLEITUNG

=====

Aus Verhaltensversuchen an der Wanderheuschrecke *Schistocerca gregaria* (WEIS-FOGH, 1949, 1950, 1956 a, b) ist bekannt, daß für die Anregung, die Aufrechterhaltung und die Regelung des Fluges u.a. Sinneshaare verantwortlich sind, die sich in fünf paarigen Feldern auf dem Kopf befinden. Diese Rezeptoren sind in der Folge vielfach untersucht worden. GUTHRIE (1964, 1966) untersuchte ihre nervöse Struktur und verfolgte die Verbindungen zu den Flugmuskeln. Sie gehören dem phasisch-tonischen Typ an und sind richtungsempfindlich (HASKELL, 1959). SVIDARSKII (1967, 1968) untersuchte die entsprechenden Sensillen bei *Locusta* und studierte die zentralnervöse Übertragung ihrer Aktionspotentiale. CALHI (1969 a, b, c) schließlich untersuchte die für die Richtungsempfindlichkeit des Sensillum verantwortlichen Faktoren. Durch Ableitungen an Interneuronen analysierte er die Verarbeitung der von den Sinneshaaren fortgeleiteten Impulse.

In diesem ersten Teil werden die Haarsensillen auf dem Kopf von *Locusta migratoria* untersucht. Sie befaßt sich mit der Topographie, der Morphologie und der Mechanik der Rezeptoren.

B: VERSUCHSTIERE

Die Versuchstiere entstammten einer seit mehreren Jahren im Zoologischen Institut gehaltenen Zucht von *Locusta migratoria*. In den Zuchtkäfigen herrschte tagsüber eine Temperatur von 30 - 35°C. Gefüttert wurden im Sommerhalbjahr Gras, im Winter Salat, Weizentriebe und Haferflocken. Untersucht wurden, wenn nicht anders angegeben, nur geschlechtsreife Männchen. Männchen und Weibchen konnten nach Bau und Funktion der untersuchten Haarsensillen sowie nach ihrer Anordnung auf dem Kopf nicht unterschieden werden.

C: TOPOGRAPHIE DER SINNESHAARE

Methoden:

Die Länge der Haare wurde mit einem mikromanipulatorisch geführten Haken eines auf 2 - 4 μm $\emptyset$ abgeätzten Wolframdrahtes gemessen. Der Haken wurde entlang der Haarachse von der Basis bis zur Haarspitze geführt. Die Raumkoordinaten des Hakens zu Beginn und am Ende der Messung ermöglichten die Berechnung der Haarlänge¹. Stark gekrümmte Haare ließen sich nicht entlang einer Geraden führen, ohne daß sich die Haarspitze durchbog und aus der Führung glitt. Diese Haare wurden durch stückweises gerades Führen ausgemessen; das ließ sich leichter durchführen, weil sich die gekrümmten Haare in

¹ Alle umfangreicheren Rechnungen wurden am Leibniz-Rechen-

den meisten Fällen aus zwei geraden Schaftstücken zusammensetzen, die durch ein kurzes Stück starker Krümmung getrennt sind. Mit dem Mikroskop wurden Vergleichsmessungen durchgeführt, die zeigten, daß die Länge der Haare mit der mikromanipulatorischen Längenmessung bis auf $\pm 5 \mu\text{m}$ genau bestimmt werden konnte. Die Standorte der Haare innerhalb eines Feldes wurden mit Hilfe einer Photographie in eine Feldkarte eingetragen. Die Krümmungsrichtung für jedes Haar wurde angegeben (Krümmungsebene = Ebene, in der das gekrümmte Haar liegt, Krümmungsrichtung = Richtungsvektor, der sich durch die senkrechte Projektion des gekrümmten Haares auf die Feldfläche ergibt). Die Haarlängen werden in Haarlängenhistogrammen dargestellt. Insgesamt wurden die Haare von drei Tieren vollständig und von drei weiteren Tieren teilweise ausgemessen und ausgewertet. Die Felder werden mit den von WMS-FOGH (1956 b) angegebenen Feldnummern bezeichnet, denen ein " F " vorangestellt ist. Ein der Nummer folgendes " r " oder " l " gibt an, ob sich das Feld rechts oder links von der Medianebene des Kopfes befindet.

Ergebnisse:

1. Lage der Haarfelder:

Die Lage der Haarfelder wird in Abb. 1 gezeigt. Die Grenzen der Felder lassen sich leicht bestimmen: Sie werden von wallartigen Verdickungen der Cuticula, von Ocellen und Augen begrenzt oder laufen in haarfreie Flächen aus. Lediglich die Grenze zwischen den Feldern F 4 und F 5 läßt sich nicht sicher angeben. Die dadurch bedingten Unterschiede in der Angabe der Zahl der Haare in beiden Feldern verschiedener Tiere sind zu vernachlässigen, da die Grenze durch ein Gebiet geringer Haar-

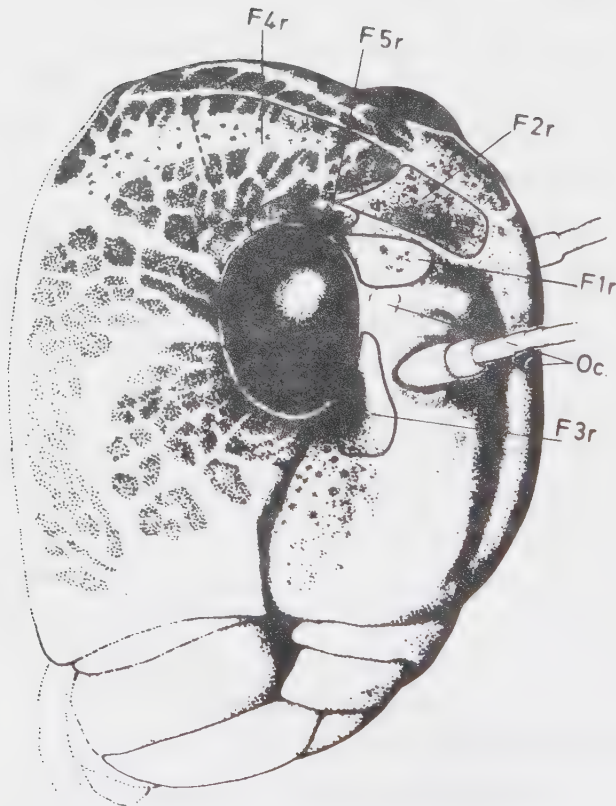


Abb. 1

Lage der Haarfelder auf dem Kopf von Locusta.
Die Felder der rechten Kopfhälfte sind umrandet und
mit den Feldnummern versehen.
Oc = medianer und lateraler Ocellus.

dichte führt. Die Felder F 1 und F 2 befinden sich vollständig, das Feld F 3 zum überwiegenden Teil auf fast ebenen Flächen.

Für die Felder F 4 und F 5 gilt dies näherungsweise, wenn nur die Flächen mit größerer Haardichte betrachtet werden.

Die Lage der Feldflächen zueinander kann durch die Flächennormalen beschrieben werden (Abb. 1).

2. Verteilung der Haarlängen:

Die Sinneshaare innerhalb der einzelnen Felder sind recht verschieden lang. Eine Übersicht über die Haarlängen eines Tieres geben die Histogramme der Felder F 1 r - F 5 r (Abb. 2).

Außer den Sinneshaaren befindet sich innerhalb der Felder eine Anzahl von Sinnesborsten, die morphologisch den von THURM (1963) untersuchten Borstenfeld-Sensillen bei *Apis* ähnlich zu sein scheinen. Ihre Länge schwankt zwischen 30 - 70 μ m. Sie werden in den Histogrammen nicht berücksichtigt. Ihre Anzahl pro Feld ist jedoch angegeben. Die Gestalt der Verteilung der Haarlängen in den einzelnen Feldern ist im wesentlichen gleich. Nur sehr wenige Haare besitzen Schaftlängen, die kürzer als 70 μ m sind. Das Hauptmaximum befindet sich sehr deutlich ausgeprägt bei allen Histogrammen zwischen 70 und 150 μ m. Ebenfalls bei allen Histogrammen nimmt die Anzahl der Haare mit längeren Schäften sehr rasch ab; bei 270 μ m bildet sich ein schwaches Nebenmaximum aus. Die Zahl der Haare der einzelnen Felder einer Kopfseite weicht stark voneinander ab. Das Feld F 2 besitzt die größte, das Feld F 5 die geringste Anzahl an windempfindlichen Sensillen. Bei den Kopphaarsensillen gibt es keine deutlich voneinander abgrenzbaren Klassen von gleichlangen Haaren. Es läßt sich aber eine Konstanz des Verteilungsmusters erkennen,

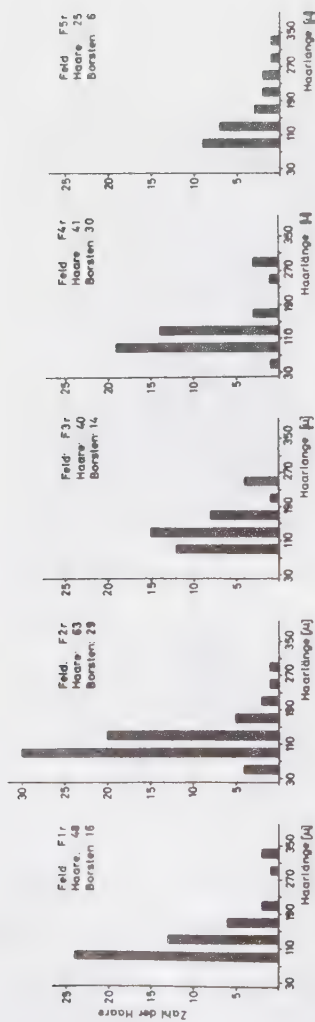


Abb. 2

Verteilung der Haarlängen der Felder F 1 r - F 5 r (Tier Nr. 1).
Die Anzahl der Haare und Borsten eines Feldes ist in der rechten
oberen Ecke des Histogramms angegeben.

kann. Dabei werden die Haarlängen in folgende Klassen eingeordnet:

1. Größenklasse: $l < 150 \mu\text{m}$ (Hauptmaximum),
2. Größenklasse: $150 \leq l < 230 \mu\text{m}$ (zwischen den Maxima),
3. Größenklasse: $l \geq 230 \mu\text{m}$ (Nebenmaximum).

Tab. 1 gibt die absolute und die relative Häufigkeit für die Zahl der Haare in den einzelnen Größenklassen für alle Felder eines Tieres an. Neben einer recht guten Symmetrie bezüglich der Zahl der Haare in den entsprechenden Feldern läßt sich eine recht gute Übereinstimmung bezüglich der Haarlängen zwischen rechts und links erkennen. Die Anzahl der Haare gleicher Felder bei verschiedenen Tieren variiert beträchtlich; die Muster der Verteilungen weichen jedoch nur gering voneinander ab (Abb. 3, Tab. 2). Tab. 3 enthält die relativen Häufigkeiten in den drei Größenklassen für alle Haare eines Tieres. Noch deutlicher als bei einem Feld von verschiedenen Tieren tritt hier, trotz der erheblichen Unterschiede in der Gesamtzahl der Haare, die Konstanz in der Verteilung der Haarlängen bei den drei untersuchten Tieren hervor.

3. Lage der Haare innerhalb der Felder:

Die Standorte der Haare sind nicht nach einem geometrischen Muster angeordnet. (Abb. 4). Auch die Kennzeichnung der Haare nach ihrer Zugehörigkeit zu einer der drei Größenklassen läßt keine regelmäßige geometrische Anordnung erkennen. Dagegen läßt sich für jedes Haarfeld eine Vorzugsrichtung der Haarkrümmung angeben. Die Krümmungsrichtungen sind im wesentlichen parallel zur Medianebene des Kopfes. Lediglich ein Teil der zu den Feldern F 4 und F 5 gehörenden Haare besitzt eine zur Medianebene hinweisende Krümmung. Obwohl die Haare innerhalb eines

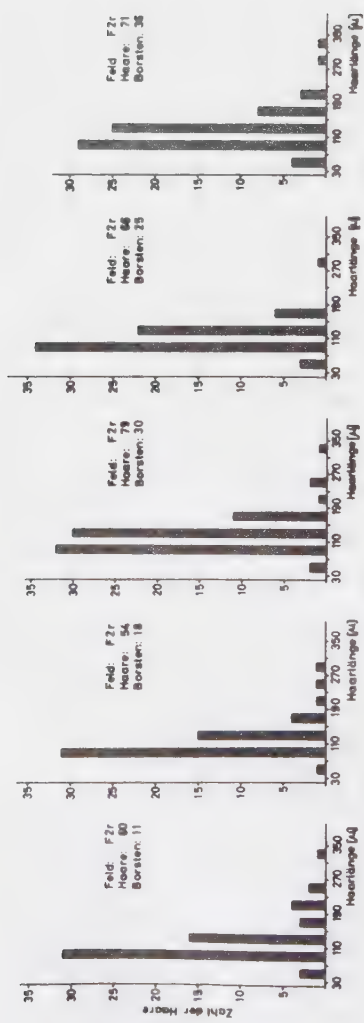


Abb. 3

Verteilung der Haarlängen eines Feldes (F 2 r) von fünf verschiedenen Tieren.

Feld Nr.	Zahl der Borsten	Zahl der Haare	1. Klasse $1 < 150 \mu m$		2. Klasse $150 \leq 1 < 230 \mu m$		3. Klasse $1 \geq 150 \mu m$	
			abs.	relat.	abs.	relat.	abs.	relat.
F 1 r	16	48	37	77,1%	8	16,7%	3	6,2%
F 2 r	29	63	54	85,7%	7	11,1%	2	3,2%
F 3 r	14	40	27	67,5%	9	22,5%	4	10,0%
F 4 r	30	41	34	82,9%	3	7,3%	4	9,8%
F 5 r	6	25	16	64,0%	5	20,0%	4	16,0%
F 1 l	20	47	35	74,7%	9	19,2%	3	6,4%
F 2 l	26	67	54	80,5%	10	14,9%	3	4,6%
F 3 l	12	38	26	68,4%	8	21,1%	4	10,5%
F 4 l	22	40	31	77,5%	6	15,0%	3	7,5%
F 5 l	8	18	9	50,0%	6	33,3%	3	16,7%
Total	183	427	323	75,6%	71	16,7%	33	7,7%

Tab. 1

Verteilung der Haarlängen eines Tieres (Tier Nr. 1) in den drei Größenklassen. In der Zeile " Total " sind die Borsten und Haare summiert; die Häufigkeit für die Gesamtzahl ist angegeben.

Tier Nr.	Zahl der Borsten	Zahl der Haare	1. Klasse $1 < 150 \mu\text{m}$		2. Klasse $150 \leq 1 < 230 \mu\text{m}$		3. Klasse $1 \geq 230 \mu\text{m}$	
			abs	relat.	abs.	relat.	abs.	relat.
2	25	66	59	89,4 %	6	9,1 %	1	1,5 %
3	18	54	47	87,0 %	5	9,3 %	2	3,7 %
4	36	71	58	81,7 %	11	15,5 %	2	2,8 %
5	11	60	50	83,3 %	7	11,7 %	3	5,0 %
6	30	79	64	81,0 %	12	15,2 %	3	3,8 %
Total		330	278	84,3 %	41	12,4 %	11	3,3 %

Tab. 2

Verteilung der Haarlängen des Feldes F 2 r von fünf Tieren.
Legende wie in Tab. 1.

Tier Nr.	1	2	3
Anzahl aller Haare	427	492	388
1. Größenklasse: $1 < 150 \mu$	75,6 %	78,3 %	73,5 %
2. Größenklasse: $150 \leq 1 < 230 \mu$	16,7 %	14,9 %	20,3 %
3. Größenklasse: $1 \geq 230 \mu$	7,7 %	6,8 %	6,2 %

Tab. 3

Relative Häufigkeiten aller Kopfhaare in den drei Größenklassen.

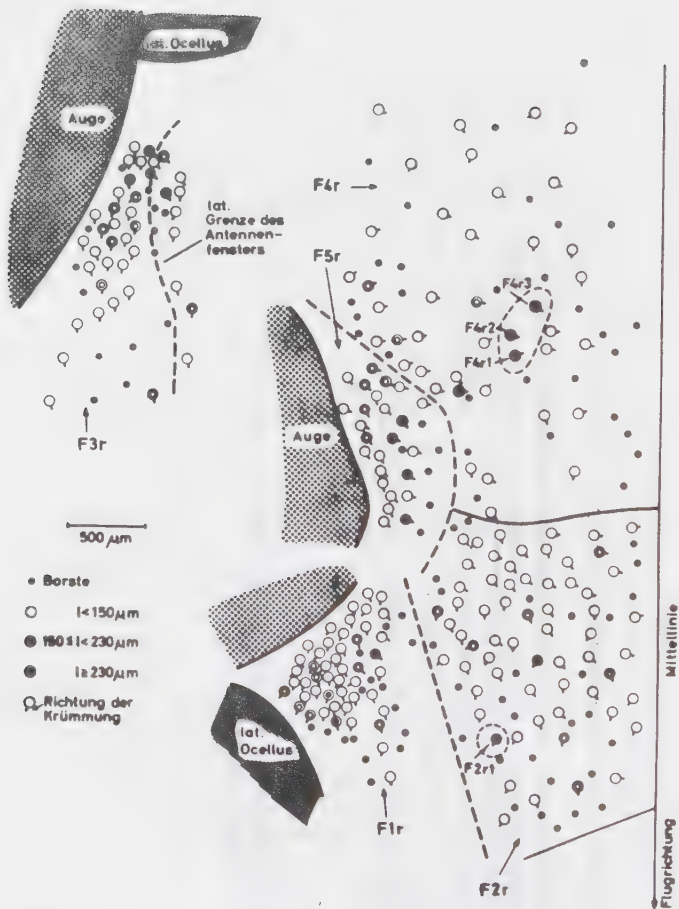


Abb. 4

Die Feldkarten enthalten die Standorte der Haare und Borsten der Felder F 1 r - F 5 r eines Tieres (Tier Nr. 1). Die Haare sind nach ihrer Zugehörigkeit zu den drei Größenklassen gekennzeichnet. Die Krümmungsrichtungen der Haare sind durch kurze Striche angegeben. Das Feld F 3 r wurde aus Platzgründen in die linke obere Ecke gesetzt. Alle Felder wurden in die Ebene des Feldes F 2 r geklappt. Ihre genaue Lage geht aus Abb. 1 hervor.

Feldes regellos angeordnet sind, findet man an bestimmten Stellen entsprechender Felder bei verschiedenen Tieren Haare bestimmter Länge und Krümmungsrichtung. Derartige Haare werden bei den strömungsmechanischen und elektrophysiologischen Untersuchungen bevorzugt, um reproduzierbare Ergebnisse zu ermöglichen. So besitzt z.B. das Haarfeld F 2 r ein Haar F 2 r 1, das alle anderen mit seiner Länge überragt. Es befindet sich stets an dem in der Abb. 4 angegebenen Ort. Die Haare der zweiten Größenklasse lassen sich dagegen nicht eindeutig bestimmten Standorten zuordnen. Auffällig ist die Anordnung von einigen Haaren des Feldes F 4. Es sind dies pro Feld zumeist drei Haare, deren Krümmungsrichtungen nahezu senkrecht zur Medianebene auf ein gemeinsames Zentrum hindeuten (F 4 r 1 - F 4 r 3 in Abb. 4). Die Sonderstellung der langen Haare anderer Felder ist wegen der geringen Fläche, auf der sich diese Haare zusammendrängen, nicht so deutlich ausgeprägt. Für die weiteren Untersuchungen sind daher im allgemeinen die langen Haare der Felder F 2 und F 4 verwendet worden.

D: B A U D E R S I N N E S H A A R E

=====

Methoden:

Die Haare wurden histologisch an Schnittserien von 8 - 10 μ m Dicke untersucht. Die Präparate wurden in Bouinscher Flüssigkeit fixiert und in Methylmethacrylat eingebettet. Die Schnitte wurden nach MALLORY (1968) gefärbt. Lebendschnitte wurden nach der von THURM (1963) angegebenen Methode angefertigt und unter dem Mikroskop ausgelentet.

Ergebnisse:

Unter dem Binokular (Vergr. x 216) erscheint das Sensillum als ein radiär-symmetrisches Gebilde. Es besteht aus einem sich aus der Cuticula wölbenden halbkugelförmigen Becher, dem der Haarschaft entspringt. Ringsum ist der Becher von einem schmalen Spalt umgeben; in ihn wird bei der Messung der Potentiale die Elektrode gesenkt. Der Becher liegt in der Mitte einer flachen Einsenkung der Cuticula. Die Durchmesser der Haarbecher auf einem Kopf streuen zwischen 10 - 20 μm . Der Becherdurchmesser ist mit dem des dazugehörigen Haarschaftes korreliert; sein Durchmesser kann an der Durchtrittsstelle durch den Becher 4 - 8 μm betragen. Die langen Haare besitzen in der Regel auch die größten Schaftdurchmesser. Doch läßt sich keine eindeutige Beziehung zwischen dem Durchmesser des Haarschaftes und seiner Länge angeben. Auch kürzere Haare können Schaft- bzw. Becherdurchmesser besitzen, die denen der langen Haare entsprechen. Der in die Exocuticula eingebettete Haarbecher ist an der Durchtrittsstelle des Haarschaftes eingestülpt (Abb. 5). Der Schaft wird von der Einstülpung manschettenartig umfaßt. An dem von der Manschette umfaßten Abschnitt ist der Schaft leicht eingeschnürt. Unterhalb der Manschette erweitert sich der Haarschaft keulenartig. An diese Schaftkeule schließt sich die, nach MALLORY blau gefärbte, Gelenkmembran mit einer scharfen Grenze an. Sie zieht zu dem unteren Rand des proximal offenen Bechers. Das Sensillum besitzt eine bipolare Sinneszelle. Ihr Dendrit ist in einer noch nicht völlig geklärten Weise mit dem Haarschaft verbunden (GUTHRIE, 1964, 1966). Wird der Haarschaft ausgelenkt, so drückt er infolge der rücktreibenden Kräfte der Gelenkmembran gegen die Manschette.

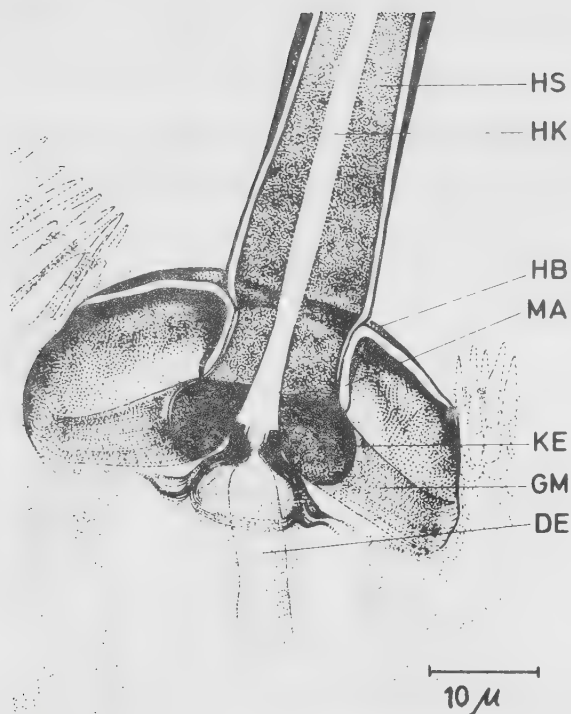


Abb. 5

Leicht schräg angeschnittener Haarbecher mit Schaft eines Kopfhaar-Sensillums. Die Zeichnung wurde nach einem Schnittpräparat angefertigt. Der Schnitt erfolgte senkrecht zur Krümmungsebene des Haars. Der Verlauf des Dendriten ist nur angedeutet.

HS = Haarschaft,	KE = Haarkeule,
HK = Haarkanal,	GM = Gelenkmembran,
HB = Haarbecher,	DE = Dendrit.
MA = Marschette,	

Sie wirkt in ihrem distalen Bereich als Anschlag für den Haarschaft. Schon bei geringen Auslenkungen des Schaftes gibt dieser Anschlag nach; der Anschlagpunkt wandert in Abhängigkeit von der Auslenkung seitwärts. Dabei wird der Becher auf der Anschlagseite leicht eingedrückt. Gleichzeitig wird der an der Seite des Anschlags befindliche Bereich der Membran wie ein elastisches Band gedehnt. Es kommt so zu einer Drehung des Haarschaftes um den Anschlagpunkt. Dabei wurden, auch bei starker Auslenkung, keine Formveränderungen des Haarschaftes im Becherbereich beobachtet.

E: RICHTUNGSABHÄNGIGKEIT DER AUSLENKEMPFINDLICHKEIT

Methoden:

Die Methode ist bei NICKLAUS (1965) beschrieben.

Die zu einer Kugel ($10 - 15 \mu\text{m}$ ϕ) geformte Spitze einer Glaskapillare wird an den Schaft des Haares herangeführt. Wird die Kapillare vorsichtig zurückgezogen, so bleibt das Haar aufgrund der Adhäsion haften. Es wird bei weiterem Zurückziehen so lange ausgelenkt werden, bis die rücktreibende Kraft des Haares größer als die Haftkraft ist. Der Auslenkwinkel des Haares wird aus der wirksamen Haarlänge l_w (d.i. die Länge des Haares zwischen seiner Basis und der Haftstelle der Kugel) und dem Weg der Kugel bis zum Ablösen des Haares berechnet. Die Lage der Haarachse in bezug auf ihre Ruhestellung wird mit dem Auslenkwinkel α und dem Richtungswinkel β beschrieben (NICKLAUS, 1965). Für die Krümmungsrichtung der Haare gilt: $\beta = 0^\circ$.

Ergebnisse:

Als Auslenkempfindlichkeit E_a sei das Verhältnis der Auslenkung des Haares zu der auf das Haar wirkenden Kraft P definiert:

$$E_a = \frac{\alpha}{P} \quad (^\circ/P).$$

Sie ist bei den Sinneshaaren für alle Richtungen konstant (Abb. 6).

Die durch konstante Kräfte verursachten Auslenkungen α sind von der Richtung der Auslenkung β unabhängig. Die im Diagramm (Abb. 6) eingetragenen Werte streuen nur gering um ihr gemeinsames Mittel ($17^\circ \pm 2,3^\circ$). Wegen der starken Adhäsionskräfte zwischen Glaskugel und Haarschaft konnten mit dieser Methode nur mittlere Auslenkungen zwischen $12,5^\circ < \alpha < 20^\circ$ erreicht werden. An den großen mittleren Auslenkungen, die in diesen Versuchen erhalten wurden, hat die Durchbiegung des Haarschaftes oberhalb der Durchtrittsstelle durch den Haarbecher ohne Zweifel einen Anteil. Die gemessene Auslenkung ergibt sich also aus einer Durchbiegung des Schaftes und aus Verformungen des Bechers und der Gelenkmembran. Es kann mit großer Sicherheit angenommen werden, daß die Durchbiegung des Schaftes keine Richtungsabhängigkeit aufweist: Im Lichtmikroskop ist der Querschnitt des Schaftes radiärsymmetrisch; daß die Krümmung des Haares das Durchbiegen des Schaftes beeinflußt, ist unwahrscheinlich, weil die untersuchten Haare wenig gekrümmt waren und die Haftstelle unterhalb der stärksten Krümmung gewählt wurde. Aus diesen Annahmen und dem Richtdiagramm geht hervor, daß auch die für die rücktreibenden Kräfte verantwortlichen Verformungen des Haarbechers und der Gelenkmembran richtungsunabhängig sind.

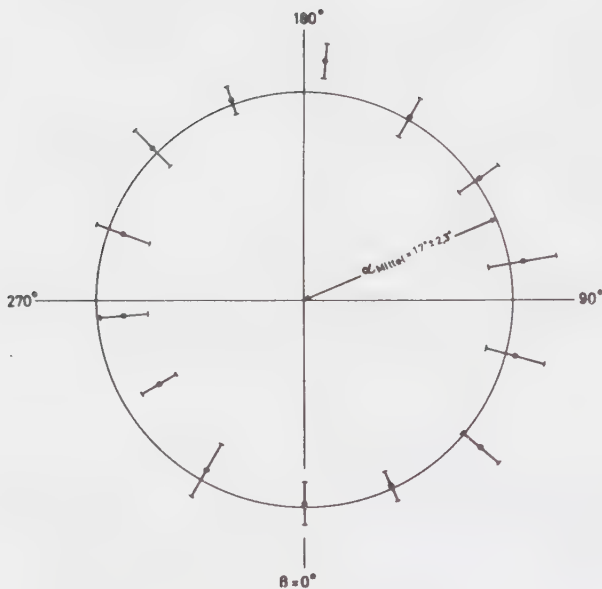


Abb. 6

Das Diagramm gibt die durch eine konstante Kraft verursachte Auslenkung α eines Haars (aus dem Feld $F \ 2 \ r$) für alle Richtungen B an. Jeder eingetragene Wert wurde aus 16 - 20 Meßwerten gemittelt. Die zu jedem Mittelwert errechnete Streuung ist eingezeichnet. Der gemeinsame Mittelwert aller eingetragenen Werte beträgt $\alpha = 17^\circ \pm 2,3^\circ$ (durchgezogener Kreis).
 Haarlänge $l = 247 \ \mu\text{m}$,
 wirksame Haarlänge $l_w = 175 \ \mu\text{m}$.

STRÖMUNGSMECHANISCHE UNTERSUCHUNGEN

Methoden:

Die Anströmverhältnisse, wie sie am Kopf der Heuschrecke beim freien Flug in der Natur herrschen, wurden durch folgende Versuchsanordnung nachgeahmt: Der abgetrennte Kopf einer Heuschrecke wurde in die Meßstrecke (Meßstreckendurchmesser = 50 cm) eines Windkanals gebracht ². Der Kanal ist bei BILO (1969) beschrieben. Die Kanalströmung war turbulenzarm ($Tu_x \approx 0,5\%$). Die Staudruckverteilung über den Meßquerschnitt war konstant. Der Heuschreckenkopf war an einem starken Stift befestigt und konnte vor dem Windkanal in jede zur Strömungsrichtung gewünschte Lage gebracht werden. Die Haare wurden mit zwei Mikroskopen beobachtet, deren optische Achsen senkrecht aufeinander standen und parallel zum Meßquerschnitt waren.

Die Auslenkebenen der Haare waren in den meisten Fällen parallel zur Strömungsrichtung. Die größte Abweichung zwischen der Anströmrichtung und der Auslenkebene betrug $\approx 2^\circ$. Die Auslenkung α eines Haares konnte daher mit Hilfe des Mikroskopes photographiert werden, dessen optische Achse senkrecht auf der Achse des ruhenden Haares stand. Damit die Lage des Kopfes in bezug auf die Windrichtung beschrieben werden kann, wird ein kopffestes Koordinatensystem (KS_{Kopf}) benötigt. Dieses wird durch die drei senkrecht aufeinanderstehenden Ebenen eines xyz - Systems gebildet (Abb. 7)!

² Ich danke Herrn Prof. Wachtigall für die Bereitstellung

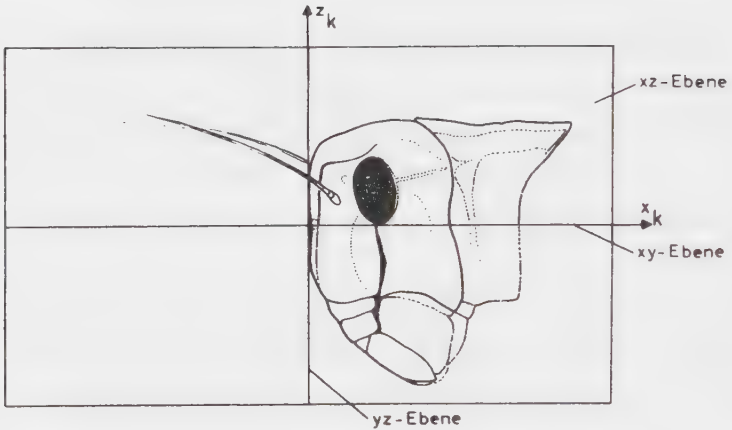


Abb. 7

Seitenansicht eines Heuschreckekopfes mit dem kopffesten Koordinatensystem (Blick in die y -Achse). Der Mittelpunkt des kartesischen Koordinatensystems liegt vor dem medianen Ocellus, der von den xy - und xz -Ebenen geschnitten wird. Weitere Erklärungen im Text.

1. Ebene: Medianebene des Kopfes (xz -Ebene),
2. Ebene: Ebene, die der Grube des medianen Ocellus aufliegt (yz -Ebene = Transversalebene),
3. Ebene: Ebene, die durch den medianen Ocellus geht und auf den anderen beiden Ebenen senkrecht steht (xy -Ebene = Frontalebene).

In den Ursprung von KS_{Kopf} wird der Ursprung eines ortho-normierten raumfesten Koordinatensystems (KS_{Raum}) gelegt. Seine x -Achse ist parallel zur Achse des Windkanals und hat die gleiche Orientierung wie die Kanalströmung. Die z -Achse ist parallel zur Erdbeschleunigung, hat aber eine entgegengesetzte Orientierung. Es wird weiterhin noch ein Hilfskoordinatensystem (KS_{Hilf}) benötigt, das in der Ausgangslage in KS_{Raum} liegt (Abb. 8 a). Dieses KS_{Hilf} kann nur um seine z -Achse gedreht werden. Wird KS_{Kopf} um seine y -Achse im Uhrzeigersinn gedreht, so bildet die x -Achse von KS_{Kopf} mit der xy -Ebene von KS_{Hilf} den Winkel χ . Eine Drehung von KS_{Kopf} im Uhrzeigersinn um die x -Achse ergibt den Winkel ψ zwischen der z -Achse von KS_{Kopf} und der xz -Ebene von KS_{Hilf} (Abb. 8 b). Wird nun KS_{Hilf} ebenfalls im Uhrzeigersinn um seine z -Achse gedreht (wobei KS_{Kopf} dieser Bewegung folgt), so ergibt sich zwischen der x -Achse von KS_{Hilf} und der xz -Ebene von KS_{Raum} der Winkel φ (Abb. 8 c). Die Lage des Kopfes kann nun eindeutig durch die Winkel χ , ψ und φ beschrieben werden, wenn bei der Einstellung der Kopflage die Reihenfolge der Drehung um die Achsen eingehalten wird. Diese Koordinaten sind dem Versuchsaufbau angepaßt und gestatten die Bestimmung der Kopflage durch einfaches Ablesen der Winkel ohne Zwischenrechnungen.

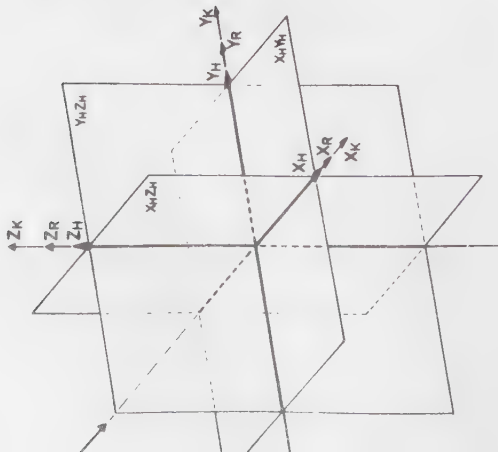


Abb. 8 a

Die drei Koordinatensysteme KS_{Kopf} , KS_{Hilf} , KS_{Raum} Ausgangslage. Zur Verstärkung des räumlichen Eindrucks wurden die Ebenen von KS_{Hilf} gezeichnet.

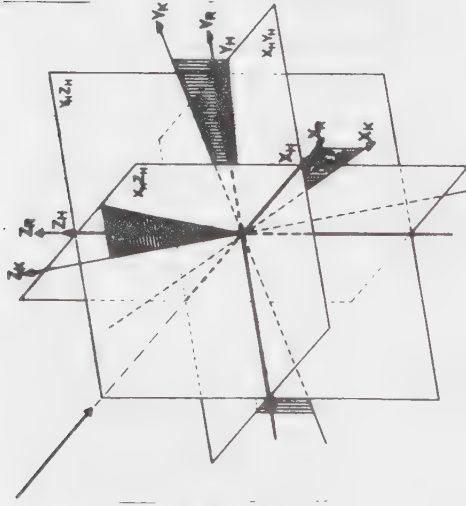


Abb. 8 b

KS_{Kopf} wurde durch Drehung um KS_{Kopf} 1. seine y-Achse ($\rightarrow X$),
2. seine x-Achse ($\rightarrow Y$),
in eine neue Lage gebracht. Die Winkellebenen sind durch Schraffur hervorgehoben. KS_{Raum} und KS_{Hilf} befinden sich in der Ausgangslage.

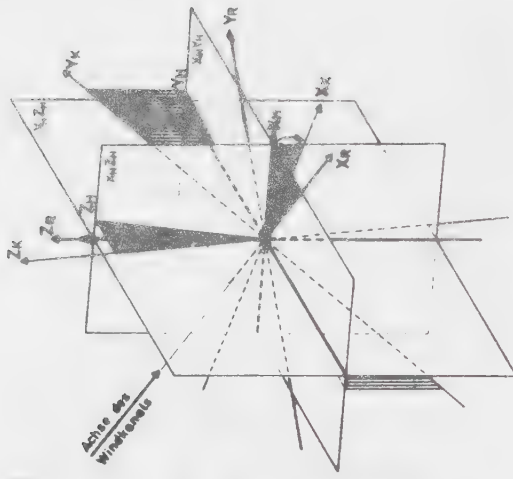


Abb. 8 c

Durch Drehung um die z-Achse von KS_{Hilf} ($\rightarrow Y$) nehmen KS_{Hilf} und KS_{Kopf} eine neue Lage ein. KS_{Raum} bleibt, ebenso wie die Ausgangslage. Die Lage des schreckenkopfes in KS_{Kopf} geht aus Abb. 7 hervor.

Ergebnisse:

Beim Anblasen des Kopfes bildet sich ein oberflächennahes Strömungsfeld um den Kopf aus. Dieses Feld ist abhängig von

1. der Anströmgeschwindigkeit v (Kanalgeschwindigkeit v_{kanal}),
2. der Strömungsrichtung und
3. dem Ort auf dem Kopf.

Die Auslenkung α eines Haares hängt ab von seiner Länge und von dem lokalen Strömungsfeld. Dieses Strömungsfeld ist nur sehr schwer auszumessen. Es wird daher versucht, anhand einiger Beispiele seinen Einfluß auf die Auslenkung α der Haare zu untersuchen.

1. Haarauslenkung in Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit:

Um vergleichbare Ergebnisse zu erhalten, wurden bei verschiedenen Tieren die Auslenkungen der Haare F 2 r 1 bei verschiedenen Windgeschwindigkeiten bestimmt. Die Windrichtung bzw. die Lage des Kopfes war in allen Fällen gleich und wird durch die Winkel $\psi = 0^\circ$, $\chi = 2^\circ$ und $\varphi = 0^\circ$ angegeben (Abb. 9). Als Windempfindlichkeit E_w eines Haares wird das Verhältnis Haarauslenkung α zur Windgeschwindigkeit v definiert:

$$E_w = \frac{\alpha}{v} \quad (^\circ \text{sec/m}).$$

Für die in der Abb. 9 angegebenen Haare ergibt sich dann eine mittlere Empfindlichkeit von

$$E_w = 1,2 \quad (^\circ \text{sec/m}).$$

Eine genauere Betrachtung der Empfindlichkeitskurven zeigt, daß E_w in dem Geschwindigkeitsbereich von $2 < v < 4,5$ m/sec geringer ist als in den anderen untersuchten Bereichen. Für diese Erscheinungen können sowohl die Verhältnisse in der

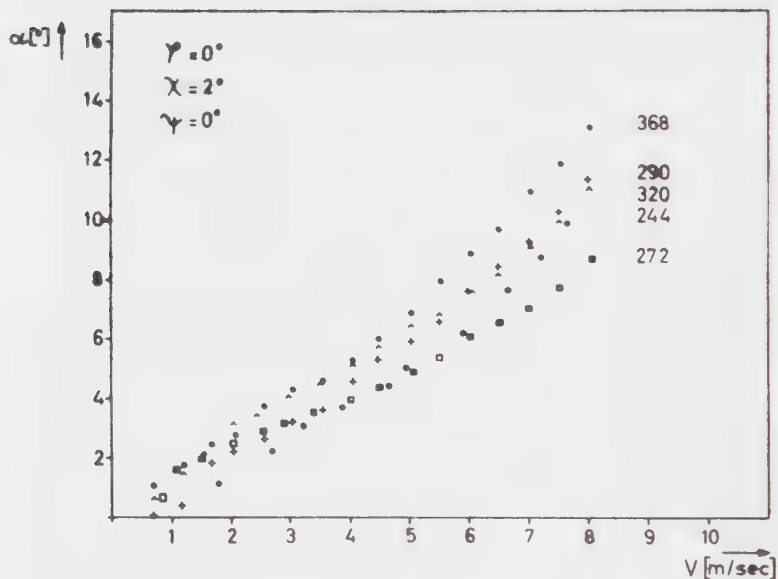


Abb. 9

Haarauslenkung α eines bestimmten Haares (F 2 r 1) in Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit. Es wurden die Haare von fünf Tieren ausgemessen. Die Länge der Haare ist in mm rechts neben den Meßwerten angegeben. Die Lage des Heuschreckenkopfes zur Richtung der Anströmung wird durch die Winkel χ , ψ , φ angegeben. Sie ist in allen Fällen gleich.

oberflächennahen Strömung als auch die Zunahme der Biegung des Haarschaftes bei höheren Windgeschwindigkeiten verantwortlich sein. Die unterschiedliche Länge der Haare wirkt sich im Bereich der normalen Fluggeschwindigkeiten der Heuschrecke (3 - 5 m/sec) nur gering aus. Erst bei höheren Geschwindigkeiten beginnt sich der Einfluß der Haarlänge deutlich bemerkbar zu machen. Eine wesentlich geringere Empfindlichkeit weisen die kürzeren Haare auf (Abb. 10). Die mittlere Windempfindlichkeit für die Haare mit Schaftlängen über 200 μm beträgt

$$E_w = 0,53 \text{ (} ^\circ\text{sec/m)}.$$

Für die Haare mit Schaftlängen unter 200 μm sinkt die Empfindlichkeit auf

$$E_w = 0,31 \text{ (} ^\circ\text{sec/m)}.$$

Haare mit Schaftlängen kleiner als 100 μm wurden selbst bei hohen Windgeschwindigkeiten nicht sichtbar ausgelenkt.

2. Haarauslenkung in Abhängigkeit vom Winkel χ :

Diese Ergebnisse (Abb. 9 und 10) ändern sich nur geringfügig, wenn der Winkel χ im Intervall $- 8^\circ < \chi < 20^\circ$ variiert wird. Die untersuchten Haare stehen nur wenig oberhalb der starken Krümmung des Vertex. Sie befinden sich wahrscheinlich im Bereich eines laminaren Strömungsfeldes, das durch die Änderungen von χ im angegebenen Intervall wegen der Rundung des Vertex kaum geändert wird. Gleichfalls nur geringfügig ändern sich die Auslenkungen der Haare des Feldes F 1. Die Auslenkungen der Haare der Felder F 4 und F 5 sind dagegen abhängig von dem eingestellten Winkel. Wird χ vergrößert, so verringert sich die Auslenkung dieser Haare. Die längsten unter ihnen beginnen zu zittern, was auf den Beginn turbulenter Strömungen

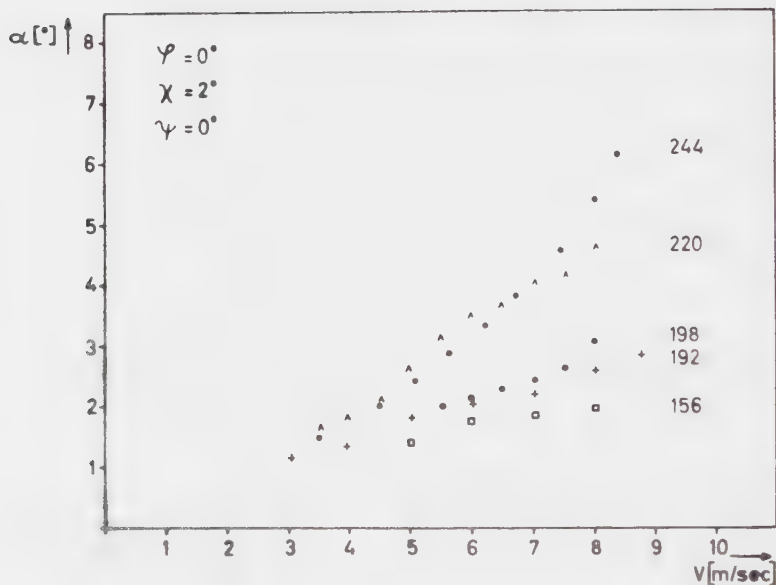


Abb. 10

Aufgetragen sind die Auslenkungen von Haaren geringerer Länge in Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit. Die Haare stammen aus dem Feld F 2 r. Sie befinden sich alle links vom Haar F 2 r 1 (Abb. 4). Es wurde je ein Haar von fünf Tieren untersucht. S.a. Legende von Abb. 9.

kürzeren Haaren keine Auslenkung mehr beobachten. Die längeren Haare zeigen jedoch Auslenkungen (bis zu $\chi = - 1^\circ$) in die der Anströmung entgegengesetzten Richtung. Diese Erscheinung ist auf eine Rückströmung in Wandnähe zurückzuführen (DUBS, 1954). Den langen Haaren ist in dieser Anordnung oft ein mehr oder weniger schnelles Zittern überlagert. Die meisten Haare verharren in völliger Ruhe. Abb. 11 zeigt das Verhalten des Haares F 4 1 2 für drei verschiedene Winkel χ . Abweichend von den Haaren des Feldes F1 (Abb. 9) ist bei $\chi = 2^\circ$ die Empfindlichkeit E_w konstant. Sie beträgt

$$E_w = 1,5 \text{ (} ^\circ \text{sec/m)}.$$

Der auch schon bei den Haaren F 2 r 1 beobachtete leicht geschwungene Verlauf der E_w -kurve (Abb. 9) tritt hier bei

$\chi = 10,5^\circ$ deutlich hervor. Er zeigt die Abhängigkeit des oberflächennahen Strömungsfeldes von der Windgeschwindigkeit.

Es ist daher anzunehmen, daß auch der leicht geschwungene Verlauf der Kurven in den Abb. 9 und 10 in wesentlichen durch die Strömungsverhältnisse in der engeren Umgebung der Haare hervorgerufen wird und nicht auf die Durchbiegung des Schaftes zurückzuführen ist. Bei $\chi = 16,5^\circ$ befindet sich das Haar

F 4 1 2 bei allen Windgeschwindigkeiten in seiner Ruhelage. Gelegentlich läßt sich ein leichtes Zittern beobachten. Die Auslenkungen der Haare im Feld F 3 konnten mit den verwendeten Methoden nicht gemessen werden. Die Krümmungsebene dieser Haare ist parallel zur Medianebene (Abb. 4). Bei Strömungen parallel zur Medianebene werden die Haare in ihrer Krümmungsebene ausgelenkt. Es konnte beobachtet werden, daß mit zunehmendem χ die Haare in die Richtung ausgelenkt wurden, die ihrer Krümmungsrichtung entgegengesetzt ist ($\beta = 180^\circ$). Wurde χ verringert, so verringerte sich auch die Auslenkung, bis sie über die Ruhe-

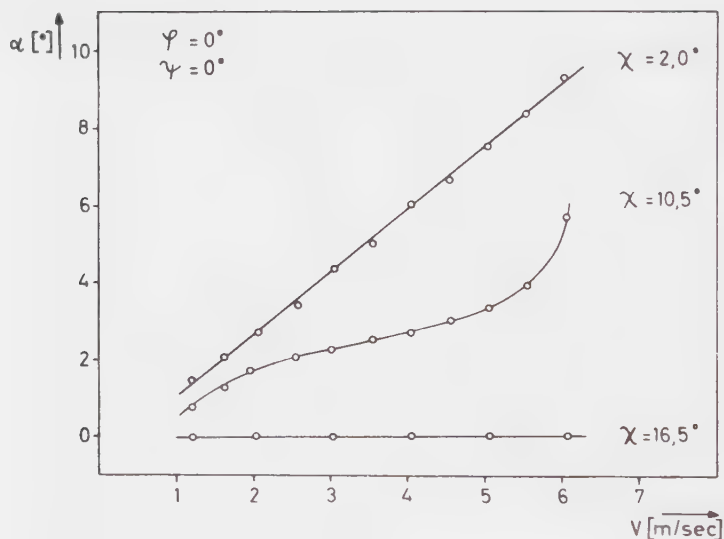


Abb. 11

Auslenkungen α des Paares F 4 1 2 in Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit und dem Winkel χ . Angeströmt wird der Kopf parallel zu seiner Medianebene.

lage hinaus bei $\chi \approx -30^\circ$ - jetzt aber in Richtung der Haar-
krümmung ($\beta = 0^\circ$) - wieder zunahm.

3. Haarauslenkung in Abhängigkeit vom Winkel φ :

Wird - bei konstanten χ und ψ - φ variiert, so ist zu erwarten, daß sich für die lateral gelegenen Felder F 1 und F 3 die Profile der wandnahen Strömung ändern werden. Ist $\varphi \approx 20^\circ$ bzw. $\varphi \approx 340^\circ$, so läßt sich bei den Feldern F 1 l, F 3 l bzw. F 1 r, F 3 r nur noch bei den längeren Haaren ein schwaches Mitteln feststellen: bei $\varphi > 20^\circ$ bzw. $\varphi < 340^\circ$ befinden sich die Haare in völliger Ruhe. Auch die Haare der Felder F 4 und F 5 liegen bei seitlichen Anströmen ($\varphi = 90^\circ$ bzw. $\varphi = 270^\circ$) in "Totwasser". Besonders deutlich ist dies bei den langen Haaren des Feldes F 4 (F 4 r 1-3, F 4 l 1-3) zu beobachten. Bei $\varphi = 270^\circ$ ($\chi = 2^\circ$, $\psi = 0^\circ$) z.B. verharren die Haare beider Felder bei allen Strömungsgeschwindigkeiten in völliger Ruhe., obwohl sie über den Scheitel des Kopfes hinausragen. Wird dagegen der Winkel ψ auf $\psi = 10^\circ$ gestellt, so werden bei Strömungsgeschwindigkeiten $v > 2$ m/sec mit den langen auch die weniger langen Haare beider Felder ausgelenkt. Für die Haare der Felder F 2 läßt sich ebenfalls bei konstanter Anströmgeschwindigkeit eine Abhängigkeit der Auslenkung von φ feststellen. Die scharfen Kanten beim Übergang von der lateralen zur dorsalen Fläche im vorderen Kopfabschnitt sind für das Haar F 2 r 1 die Ursachen für die verschwindende Auslenkung im Bereich $220^\circ < \varphi < 310^\circ$ und für ihre Verringerung im Bereich $50^\circ < \varphi < 120^\circ$ (Abb. 12). Die kugelähnliche Form des Hinterkopfes verhindert beim Anströmen aus dem Bereich um $\varphi = 180^\circ$ die Ausbildung einer die Auslenkung stark vermindern-

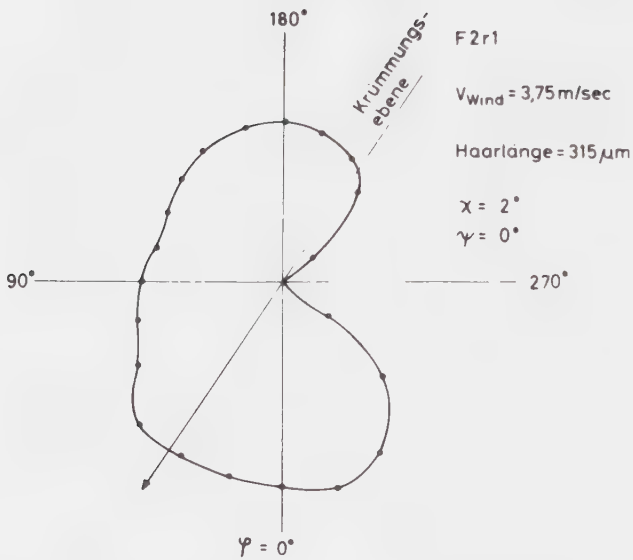


Abb. 12

Das Diagramm zeigt die Auslenkung α des Haares F 2 r 1 bei konstanter Anströmgeschwindigkeit und verändertem Winkel φ . Maßstab für die Auslenkung: $\alpha = 6,2^\circ$ bei $\varphi = 0^\circ$.

Strömungsprofils. Die Gestalt des Diagramms (Abb. 12) hängt nicht von den strömungsmechanischen Eigenschaften des Haares ab; ändert man nämlich den Winkel φ und nimmt unter sonst konstanten Bedingungen das Richtdiagramm auf, so erhält es eine andere Gestalt. Die Strömungen am Standort des Haares haben sich also geändert. Sie haben einen wesentlichen Einfluß auf die Gestalt des Richtdiagramms. Abb. 13 zeigt das Diagramm des gleichen Haares (Abb. 12). Die Lage des Kopfes in den Koordinatensystemen wurde nur durch eine Vergrößerung des Winkels φ auf $\varphi = 15^\circ$ verändert. Das Haar befindet sich bei allen Winkeln φ nicht mehr im " Totwasser ". Seine Auslenkung ist gegenüber dem Diagramm in Abb. 12 im Bereich $310^\circ < \varphi < 340^\circ$ vermindert. Dies ist auf die aufgewölbte Scheitelaht zurückzuführen, die hier als Umlenkfläche für die Strömung wirkt. Auch die Kanten der rechten vorderen Kopfhälfte verändern im Bereich $30^\circ < \varphi < 90^\circ$ die Strömungen über dem Feld F 2 r und vermindern die Haarauslenkung. Die Untersuchungen wurden an abgetrennten Köpfen durchgeführt; unter natürlichen Verhältnissen ergeben Luftströmungen aus dem Bereich $125^\circ < \varphi < 235^\circ$ andere Auslenkungen, als sie in den Diagrammen aufgetragen sind. Die Abweichungen der Richtdiagramme E_w von der Radiärsymmetrie sind auf die Strömungsverhältnisse in der engeren Umgebung des Haares zurückzuführen.

G: D I S K U S S I O N

=====

Die Richtungsabhängigkeit der Auslenkempfindlichkeit E_a bei den Kopphaarsensillen wird mit Haftkräften ermittelt, die Schaftauslenkungen zwischen $12^\circ < \alpha < 20^\circ$ ermöglichen. Die mit diesen

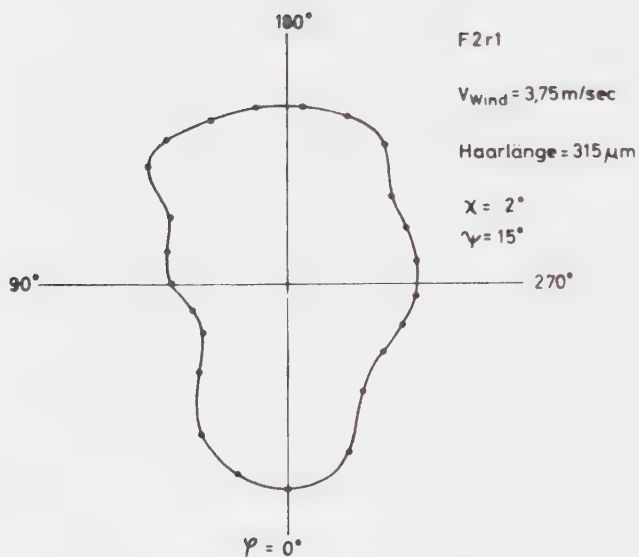


Abb. 13

Haar und Parameter wie in Abb. 12.

Bei dieser Meßreihe wurde nur der Winkel γ auf $\gamma = 15^\circ$ verstellt.

Maßstab für die Auslenkung: $\chi = 5,8^\circ$ für $\gamma = 0^\circ$.

kräften ermittelten Diagramme der Auslenkempfindlichkeit E_a sind radiärsymmetrisch. Weder die exzentrische Befestigung des Dendriten am Haarschaft noch die Krümmung des Haares als die beiden einzigen morphologischen Abweichungen von der Radiärsymmetrie des Sensillum (GUTHRIE, 1964, 1966) haben einen Einfluß auf E_a . Die mechanischen Vorgänge bei der Auslenkung unterscheiden sich von denen bei der Biene: hier liegt die Borste eines Borstenfeld-Sensillum nur auf einer Seite einer Cunicula-Anschlag an; sie wird bei Abbiegungen in dieser Richtung gegen ihn abgebogen (THURM, 1963). Bei den Kopfhaar-Sensillen bildet der Übergang von der Manschette zum Bechergewölbe einen Anschlag für alle Auslenkrichtungen. Dieser Anschlag gibt schon bei geringen Auslenkungen in die Richtung der Auslenkung nach. Da die Gelenkmembran die Eigenschaften eines elastischen Materials aufweist und ihre Federkonstante kleiner ist als die des Bechers, kommt es zu einer Drehung des Haarschaftes um den nachgebenden Anschlagpunkt. Der außerhalb des Bechers befindliche Abschnitt des Haarschaftes wirkt als Kraftarm, der im Becher befindliche, wesentlich kürzere Teil als Lastarm. Der Haarschaft wird innerhalb des Bechers nicht verformt. Beim Abbiegen der Sinnesborsten bei Apis wird die Borste in ihrem proximalen Bereich verformt. Es ist daher tatsächlich sinnvoll, bei den Kopfhaaren von einer Auslenkung des Haares im Gegensatz zu einer Abbiegung der Borste bei den Borstenfeld-Sensillen zu sprechen.

Die Turbulenzballen der Luft sind groß; es kann daher angenommen werden, daß eine frei fließende Heuschrecke von einem laminaren Luftstrom angeströmt wird. Fehlt ein Seitenwind, so sind die Strömungsverhältnisse am Kopf symmetrisch zur Medianebene.

Dann wird sich auch ein annähernd symmetrisches Auslenkmuster ausbilden. Ändert sich der Winkel χ und mit ihm der Winkel, den die Körperlängsachse mit der Horizontalen bildet (Körperwinkel; WIS-FOGH, 1956 a), so ändern sich die Auslenkmuster der Felder F 1 und F 2 nur geringfügig. Die Muster der Felder F 3, F 4 und F 5 sind dagegen vom Winkel χ abhängig. Wird χ vergrößert, so nehmen die Auslenkungen der Haare der Felder F 4 und F 5 innerhalb eines "kritischen" Winkelbereiches ($10,5^\circ < \chi < 16,5^\circ$) ganz plötzlich ab. Ähnlich verhält es sich mit den Auslenkungen der Haare der Felder F 3: mit zunehmendem χ nehmen die Auslenkungen der Haare in der Richtung ihrer maximalen Empfindlichkeit zu (Abb. 4; Die Erregung der Sinneszelle ist mit der Krümmungsrichtung des Haares korreliert: Auslenkungen in Richtung der Krümmung ($\beta = 0^\circ$) führen zu keiner Erregung; Auslenkungen in die entgegengesetzte Richtung ($\beta = 180^\circ$) erregen das Sensillum maximal; Abb. 19). Wird der Winkel χ dagegen verringert, so nimmt die Auslenkung der Haare ab, bis sie schließlich über die Ruhestellung hinaus, jetzt aber in Richtung der Haarkrümmung und daher erregungsunwirksam, wieder zunimmt. Mit den entgegengesetzt wirkenden Haarfeldern wäre die Heuschrecke in der Lage, den Winkel χ bzw. den Körperwinkel zu messen. Dabei würden "kritische" Winkelbereiche durch minimale Erregung des einen Feldes bei gleichzeitiger maximaler Erregung des anderen Feldes angezeigt ("Grenzwertmelder"). Die Erregungssymmetrie zur Medianebene wird verändert, wenn die Heuschrecke während des Fluges Wendemanöver durchführt, da dann die Richtung der Anströmung nicht mehr in der Medianebene liegt. Hierbei spielen vor allem die Felder F 1 und F 3 eine Rolle; auch das Feld F 2 und die

Felder F 4 und F 5 bilden besonders bei Änderungen des Winkel φ asymmetrische Auslenk- bzw. Erregungsmuster. Das Haarfeld F 3 ist für die Reaktion auf eine zu Medianebene asymmetrische Anströmung bedeutsam (WEIS-FOGH, 1950; Verhaltensversuche). Die Heuschrecke ist allerdings auch mit verklebten Haarfeldern zum Geradeausflug in der Lage (HASKELL, 1960); wahrscheinlich benötigen komplizierte Flugmanöver (Steigen, Sinken, Wenden) die von den Haarfeldern gelieferten Informationen. HASKELL konnte denn auch in Freilandversuchen nachweisen, daß die Manövrierfähigkeit der Heuschrecken mit verklebten Haarfeldern deutlich vermindert war.

Auch als Geschwindigkeitsrezeptoren haben die Kopfhaar-Sensillen eine Bedeutung (CAMHI, 1969 c). Die Verteilung der Haarlängen und die von der Haarlänge abhängigen Windempfindlichkeiten E_w erlauben es, das Auslenkmuster in Abhängigkeit von der Anströmgeschwindigkeit beim Geradeausflug ($\chi \approx 2^\circ$, $\psi = 0^\circ$, $\varphi = 0^\circ$) näherungsweise zu bestimmen. Für den Bereich der normalen Fluggeschwindigkeiten (3 - 5 m/sec; WEIS-FOGH, 1956 a), ergeben sich dann die in der Tab. 4 angegebenen Auslenkungen. Der weitaus größte Teil der Kopfhaare wird bei den angegebenen Fluggeschwindigkeiten nur sehr gering oder gar nicht ausgelenkt. Das führt zu der Annahme, daß erst die Erregung der Haare der dritten Größenklasse dem Tier einen Betrag der Anströmung meldet, der im Bereich der Fluggeschwindigkeit liegt. Die von der Anströmgeschwindigkeit abhängige Anzahl der erregten Haare und ihre Auslenkungen ergeben ein für die verschiedenen Windgeschwindigkeiten charakteristisches örtliches Auslenk- bzw. Erregungsmuster. Dieses geschwindigkeitsabhängige, recht komplizierte Erregungsmuster könnte dafür verantwortlich sein, daß es bisher nicht ge-

	rel. Häufigkeit	bei $v = 3$ m/sec	bei $v = 5$ m/sec
1. Größenklasse: $l < 150 \mu\text{m}$	75,6 %	$0^{\circ} - 0,5^{\circ}$	$0^{\circ} - 1^{\circ}$
2. Größenklasse: $150 \leq l < 230 \mu\text{m}$	16,7 %	$1^{\circ} - 2,0^{\circ}$	$1,5^{\circ} - 3^{\circ}$
3. Größenklasse: $l \geq 230 \mu\text{m}$	7,7 %	$2^{\circ} - 4,0^{\circ}$	$5^{\circ} - 7^{\circ}$

Tab. 4

Haarauslenkung α aller Haare des Tieres Nr. 1 im Bereich normaler Fluggeschwindigkeit ($v = 3 - 5$ m/sec). Die Auslenkung der verschiedenen Längen, in den drei Größenklassen eingeteilten Haare eines Tieres werden aus den Kennlinien der "Indempfindlichkeit" E_w (Abb. 9, 10) bestimmt. Die Lage des Kopfes ($\varphi = 0^{\circ}$, $\chi = 2^{\circ}$, $\psi = 0^{\circ}$) entspricht ungefähr der beim Geradeausflug der Hauschrecke.

lungen ist, die Heuschrecke durch mechanische Auslenkung der Kopfhaare zum Fliegen anzuregen (WMIS-FOGH, 1956 b).

Ausserdem wird eine mechanische Auslenkung **die** kürzesten Haare und die zwischen den Haaren angeordneten Borsten erregen. Diese auch bei den höchsten Flugeschwindigkeiten nicht erregbaren Sensillen könnten der Heuschrecke eine Auslenkung der Sensillen durch mechanische Berührung signalisieren.

Ein schnelles Schwingen der Haare, das WMIS-FOGH (1956 b) für die Fluganregung für erforderlich hält, konnte beim Anströmen des Kopfes in der Fluglage nicht beobachtet werden. Schwingungen der Haare bis zu ca. 15 Hz wurden nur in turbulenten Strömungen beobachtet. Auch ist es zweifelhaft, ob sehr hohe Schwingungszahlen geringer Amplitude bis zur Nervenendigung übertragen werden: Wird nämlich ein ausgelenktes Haar ($\alpha = 20^\circ$) plötzlich freigegeben, so schnellt der Schaft bis kurz vor seine Ruhelage ($\alpha \approx 5^\circ$) zurück und erreicht sie erst nach 5 - 7 sec; dieses Verhalten zeigt, daß die Haare aperiodisch gedämpft sind (Kriechfall).

Aus den Versuchen geht hervor, daß die Auslenkung eines einzelnen Haares von den oberflächennahen Strömungsverhältnissen in seiner engeren Umgebung abhängig ist. Diese oberflächennahe Strömung wiederum hängt ab von der Gesamtströmung um den Kopf (Betrag und Richtung der Strömung, dem Turbulenzgrad und dem Strömungsdurchmesser bei der Simulierung des freien Fluges). Will man die mechanischen Reaktionen eines einzelnen Haares ermitteln, so muß man die Strömungsverhältnisse in seiner engeren Umgebung kennen. Da sie sich nur sehr schwer ermitteln lassen, ist es günstiger, die gesuchten Eigenschaften ohne die Zuhilfenahme eines Luftstromes zu untersuchen.

Wird der Kopf angeströmt, so wirkt er als reizverformende Struktur. Daher ist die oberflächennahe Strömung in der engeren Umgebung eines Sensillums und nicht der den Kopf anströmende Luftstrom der wirkliche Reiz für das Haar.

II. Das stationäre Verhalten von Rezeptorpotential und Impulsrate

A: E I N L E I T U N G

Bei der Ermittlung der Übertragungseigenschaften signalumformender Glieder, zu denen auch die biologischen Rezeptoren zählen, wird vielfach die Sprungfunktion als Testfunktion herangezogen. Sie ermöglicht es, das Zeitverhalten des Signalübertragers durch die Übergangsfunktion darzustellen. Die Übergangsfunktion hat den Vorteil der großen Anschaulichkeit. Die experimentell ermittelte Übergangsfunktion eines Rezeptors, dessen Differentialgleichung sich nicht leicht ermitteln läßt, gibt einen guten Einblick in sein Zeitverhalten; dabei wird der auf den Rezeptor wirkende Reiz plötzlich um einen bestimmten Betrag verändert und die Reizantwort als Übergangsfunktion registriert. Dem so gewonnenen Verlauf der Ausgangsgröße des betrachteten Übertragungssystems kann man Kenngrößen entnehmen, mit denen eine approximative mathematische Beschreibung des Übertragungsverhaltens möglich ist. Eine erste grob orientierende Analyse wird sich zuerst auf die Ermittlung des stationären Verhaltens des Signalübertragers beschränken. Unter stationärem Verhalten versteht man die Abhängigkeit des Ausgangssignals vom Eingangssignal zu dem Zeitpunkt, an dem die zeitlichen Ableitungen der Differentialgleichung des Systems zu Null geworden sind. Man erhält dann eine als Verstärkungs- oder Übertragungsfaktor bezeichnete Konstante, die die Eingangs-

mit der Ausgangsgröße verknüpft. Wird diese Konstante in Abhängigkeit vom Betrag des Reizes aufgetragen, so erhält man die Kennlinie des Systems.

In diesem zweiten Teil der Arbeit wird das stationäre Verhalten des Rezeptorpotentials und der Impulsrate der windempfindlichen Rezeptoren auf dem Kopf der Wanderheuschrecke *Locusta migratoria* untersucht.

B: M E T H O D E N

=====

1. Präparation:

Versuchstiere wie in I, B.

Die Versuchstiere wurden nach dem Abtrennen der Flügel und der Beine in einer Halterung so befestigt, daß sie den Kopf nicht mehr bewegen konnten. Von den so präparierten Tieren konnten Aktionspotentiale mehrere Tage lang abgeleitet werden. Da die Messungen an den einzelnen Sensillen selten länger als 3 Stunden dauerten, wurden in der Regel abgetrennte Köpfe für die Untersuchungen verwendet. Das Erregungsmuster der Sensillen der vor dem Austrocknen geschützten Köpfe blieb länger als 10 Stunden unverändert. Die Köpfe wurden am Hinterhauptsloch mit einer Metallplatte abgedeckt und mit Wachs-Kollophonium verklebt. Durch die Platte ragte die indifferente Elektrode in die Kopfhöhle hinein, wo sie ständig elektrischen Kontakt mit der Hämolymphe hatte. Der Kopf mit der Metallplatte wurde an einem Kugelgelenk befestigt, das sich auf einem verstellbaren Kreutztisch

befand. Der Kreutztisch wiederum war im Zentrum eines Drehtellers angebracht. Diese Vorrichtungen erlaubten es, das zu untersuchende Haar so zu justieren, daß die Achse seines Schaftes mit der Drehachse des Tellers zusammenfiel. Weiterhin befanden sich auf dem Teller ein Mikromanipulator mit aufgesetztem Impedanzwandler, an dessen Eingang die differente Ableitelektrode angebracht wurde.

2. Elektroden und Ableitung:

Die Impulse wurden mit elektrolytisch angeätzten unisolierten Wolframelektroden (Spitzendurchmesser ca. 1 - 2 μm) gemessen. Sie wurden ungefähr 100 - 150 μm von der Basis des zu untersuchenden Sensillum unter einer Neigung von 45° zur Cuticulaoberfläche eingestochen und in Richtung auf die vermutete Sinneszelle vorgetrieben. Der große Abstand der Sensillen innerhalb der Haarfelder verhinderte die gleichzeitige Messung von Potentialen anderer Sinneszellen. Diese " basisferne " Ableitung von einem Sensillum brachte allerdings in nur ca. 15 % aller durchgeführten Versuche brauchbare Meßergebnisse. Sie wurde daher nur durchgeführt, um die gemessenen Aktionspotentiale mit jenen vergleichen zu können, die mit Hilfe " basisnaher " Ableitungen erhalten wurden. " Basisnah " wurde von Sensillen mit Wolfram- und ringergefüllten Kapillarelektroden abgeleitet. Diese Elektroden wurden in die spaltförmige Vertiefung zwischen dem Haarbecher des Sensillum und der ihn umgebenden Cuticula aufgesetzt. Bei jüngeren Tieren (bis zu 4 Tagen nach der Imaginalhäutung) führte diese Methode fast immer zu brauchbaren Ableitungen. Mit Wolframelektroden wurden mit dieser Me-

thode nur Impulse abgeleitet. Rezeptorpotentiale mit und ohne überlagerte Aktionspotentiale wurden nur mit Kapillarelektroden gemessen. Nach dem Abbrechen der feinen Spitzen beim Aufsetzen der Kapillare auf die Cuticula wurden Elektrodenwiderstände von 0,5 - 3 M Ohm gemessen.

3. Verstärkung:

Die abgeleiteten Potentiale wurden einem Impedanzwandler zugeführt. Dieser bestand aus einer Elektrometerröhre, die als Kathodenfolger geschaltet war. Die Befestigung der differentiellen Elektrode unmittelbar an der Gitterzuführung der Röhre verringerte die Zuleitungskapazität derart, daß mit dieser einfachen Schaltung und Elektroden mit Widerständen um 10 M Ohm Grenzfrequenzen von 6,2 KHz erreicht wurden.

4. Reizung:

Der untersuchte Haarschaft wurde von einem hakenförmigen Draht ausgelenkt, der durch Abbiegen eines bis auf ca. 2 μ m abgeätzten Wolframdrahtes hergestellt worden war. Da sich auch bei schnellem Zurückführen das ausgelenkte Haar nicht vom Reizdraht löste, konnte auf die Führung des Haares durch eine Drahtöse verzichtet werden. Dadurch war eine genauere Bestimmung der Ruhestellung des Haarschaftes möglich; das war vor allem bei der Bestimmung der Richtcharakteristik des Haares von Bedeutung. Der Wolframdraht wurde an einem Reizgeber befestigt, der auf einem Mikromanipulator angebracht war. Mit Hilfe dieser Anordnung ließ sich der Reizdraht an jede beliebige Stelle des zu untersuchenden Haares heranbringen, wobei das Haar mit dem Impedanzwandler

um seine Achse gedreht werden konnte. Das Justieren des Heares und die Bewegungen des Reizdrahtes wurden durch ein Binokular beobachtet. Als Reizgeber wurde ein aus mehreren Bausteinen aufgebautes geregeltes System verwendet. Die Bewegungen des Reizdrahtes waren proportional zu einer an den Eingang des Systems angelegten Spannung. Zur Bezeichnung der Auslenkungen wurde das von NICKLAUS (1965) angegebene System mit dem Auslenkwinkel α und dem Richtungswinkel β verwendet.

5. Temperatur:

Der Flug der Heuschrecke ist bei Lufttemperaturen von 25 - 35°C unabhängig von der Temperatur (WEIS-FOGH, 1956 a). Daher wurden alle Messungen - wenn nicht anders angegeben - bei einer Temperatur von 25°C durchgeführt. Ein Teil des Ableit-, Beobachtungs- und Reizsystems befand sich mit dem Heuschreckenkopf in einer kleinen Kammer, die von einem Warmluftstrom durchströmt wurde. Die Lufttemperatur innerhalb der Kammer konnte stets auf $\pm 0,5^\circ\text{C}$ des eingestellten Wertes gehalten werden. Temperaturänderungen wurden mit einer Geschwindigkeit von $1/55^\circ\text{C}$ pro 1 sec durchgeführt. Nach dem Erreichen eines neuen Temperaturwertes wurde eine Messung erst nach einer Verweildauer von 3 Minuten durchgeführt. Eine Erwärmung des Präparates durch das Licht der Mikroskopleuchte wurde durch Wärmefilter verhindert. Die Temperaturen wurden mit einem Halbleiterfühler gemessen, die erhaltenen Spannungen (Thermophil 4437) verstärkt und von einem Schreiber aufgezeichnet.

6. Versuchsaufbau und -ablauf:

Den Versuchsaufbau zeigt Abb. 14. Auf das Haar wirkt der vom geregelten Weggeber abgegebene Reiz (translatorische Bewegung des Reizdrahtes). Der Reizgeber wird von der Ausgangsspannung eines Funktionsgenerators (Sägezahn- oder Impulsgenerator) gesteuert. Die der Auslenkung des Reizdrahtes proportionale Spannung wird auf den ersten Strahl eines Zweistrahl-Oszillographen (Tektronix 502 A) gegeben und gleichzeitig von einem 4-Kanal Analogspeicher (Telefunken MAS 54) aufgezeichnet. Die Umgebungstemperatur des Sensillum wird von einem Schreiber aufgeschrieben. Die am Sensillum abgegriffenen Potentiale werden einem Impedanzwandler mit nachgeschaltetem Verstärker zugeführt, auf den zweiten Strahl des Oszillographen gegeben und vom Bandgerät registriert. Ein Mikrophon ermöglicht die Aufnahme eines Kommentars während des Versuchsablaufes. Die zur Auswertung der Meßergebnisse erforderliche Aufbereitung der registrierten Potentiale kann während des Versuches oder danach durchgeführt werden. Die letztere Möglichkeit hat den großen Vorteil, daß ein aufgenommener Vorgang bis zu 16 x langsamer wiedergegeben werden kann. Die Reiz- und Potentialverläufe werden wieder einem Oszillographen zugeführt und können mit einer Kamera gefilmt werden (Tönnies Recordine). Das Rezeptorpotential und der Reizverlauf werden von einem Schnellschreiber (Philips-Oszilloscript 2104) aufgezeichnet. Bei der Registrierung der Impulsrate (Imp/sec) werden die Aktionspotentiale einem Hochpaß mit nachgeschaltetem Impulsformer zugeführt. Ein Rate-meter liefert dann eine der Impulsrate proportionale Spannung, die von einem weiteren Schreiber aufgeschrieben wird.

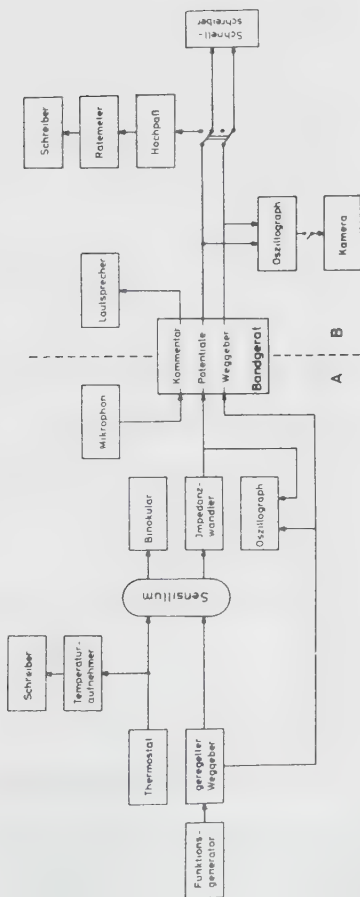


Abb. 14

Blockbild der Versuchsanordnung.

A = Gerätezusammenstellung bei der Ableitung der Potentiale,

F = Gerätezusammenstellung bei der Auswertung der Potentiale.

Weitere Erklärungen im Text.

C: ALLGEMEINE EIGENSCHAFTEN DES REZEPTORS

=====

1. Ruheaktivität:

Befindet sich das Sinneshaar in der Ruhelage, so treten keine fortgeleiteten Aktionspotentiale auf, auch nicht bei Erhöhung der Temperatur bis auf 41°C. Bei weiterer Temperaturerhöhung wurden zwar einzelne Impulse registriert (1 - 3 Imp/sec); sehr wahrscheinlich beruht diese Aktivität auf geringen Verformungen des Haarbeckers durch die Elektrode.

2. Impulsform:

Die Form der mit Wolframelektroden basisnah und basisfern abgeleiteten Aktionspotentiale entspricht den Angaben, die HOFFMANN (1967) für seine " rezeptornahen " und " rezeptorfernen " Ableitungen gemacht hat. Wurde mit Glaskapillaren abgeleitet, so waren in den meisten Fällen die Impulse dem Rezeptorpotential aufgesetzt. THURM (1963) hat ihre Form in Abhängigkeit von einigen Parametern beschrieben. Bei einer Anzahl von jungen Tieren (bis zu einer Woche nach der Imaginalhäutung) konnten Ableitungen mit Kapillaren durchgeführt werden, die Impulse ohne das sonst unter diesen Bedingungen vorhandene Rezeptorpotential enthielten. Diese Impulse glichen den mit Wolframelektroden basisnah abgeleiteten Aktionspotentialen; sie zeichneten sich durch besonders hohe Amplituden aus (bis zu 6 mV).

3. Rezeptorpotential:

Bei Ableitungen mit Glaskapillaren tritt in den meisten Fällen neben den positiven Aktionspotentialen ein negatives Rezeptorpotential auf. Seine maximale Amplitude ist von Ableitung zu Ableitung verschieden. Im allgemeinen wurden Werte zwischen 9 - 26 mV gemessen. Der bisher größte Wert einer Potential-Amplitude betrug 33 mV. Bei geschlechtsreifen Tieren ließ sich häufig das Rezeptorpotential ohne überlagerte Impulse ableiten. Diese Erscheinung kann durch die Widerstandsverhältnisse im Gewebe erklärt werden (WOLBARSH, 1961; THURM, 1963). In einigen Fällen verschwanden die anfänglich neben dem Rezeptorpotential vorhandenen Impulse. Umgekehrt konnte auch beobachtet werden, daß die zunächst nicht meßbaren Impulse nach längerem Ableiten deutlich auszumachen waren. Daß das Rezeptorpotential ohne aufgesetzte Spikes tatsächlich mit fortgeleiteten Aktionspotentialen korreliert ist, konnte durch gleichzeitiges basisfernes Ableiten von Impulsen mit Hilfe von Wolframelektroden gezeigt werden.

D: ZEITLICHER VERLAUF

DER SPRUNGANSTORT
=====

1. Rezeptorpotential:

Das Rezeptorpotential steigt nach einer Latenz von ungefähr 0,1 - 0,2 msec innerhalb weniger Millisekunden (8 - 30 msec) auf seinen maximalen Wert (Anstiegszeit des Sprungreizes: 3 msec). Auf eine sehr schnelle Anstiegsphase folgt ein langsamerer Potentialanstieg. Von der Potentialspitze fällt das Potential monoton zum Plateau ab (Abb. 15). An eine erste

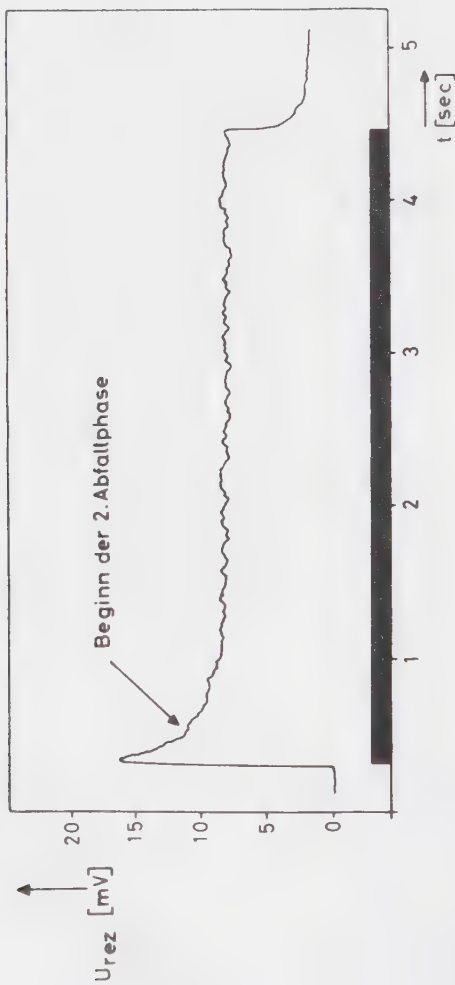


Abb. 15

Sprungantwort eines Sinuslins auf eine Auslenkung des Haares (Reizanstieg 3 msec) um $\alpha = 17,3^\circ$. Die Registrierung enthält nur das Rezeptorpotential. Fortgeleitete Aktionspotentiale lassen sich nicht erkennen. Weitere Erklärungen im Text. Der schwarze Balken ist die Feder des Heeres mm.

steile Abfallphase schließt sich, oft deutlich erkennbar, ein zweiter, etwas flacher abfallender Bereich an. Das Potential geht ungefähr 1 - 2 sec nach Reizbeginn in einen quasi-stationären Zustand über. Der weitere Potentialabfall ist nur sehr gering; er läßt sich in den meisten Fällen nach 4 - 5 sec nicht mehr nachweisen. Auf eine Reizveränderung erfolgt nach einer Latenz von ungefähr 0,1 - 0,2 msec eine Potentialverminderung, die sich ebenfalls in eine schnelle und eine langsamere Abfallphase einteilen läßt. Das vor dem Beginn des Reizes gemessene Ruhepotential wird nach ungefähr 3 - 4 sec erreicht.

2. Impulsrate:

Die Sprungantwort der Impulsrate ordnet das Sensillum dem phasisch-tonischen Typ zu (Abb. 16). Im Gegensatz zur Antwort des Rezeptorpotentials erreicht die Impulsrate erst nach einigen Minuten ein quasi-stationäres Niveau. Der weitere Abfall der Impulsrate erfolgt annähernd linear.

E: S T A T I O N Ä R E S V E R H A L T E N

=====

1. Reizamplitude (Kennlinie):

Die statische Kennlinie - Plateauniveau in Abhängigkeit von der Haarauslenkung α - wurde für Auslenkungen in Richtung $\beta = 180^\circ$ bestimmt (Abb. 17). Der Kurvenverlauf der Mittelwerte der gemessenen Potentiale läßt zwei für biologische Rezeptoren charakteristische Nichtlinearitäten erkennen:

1. Asymmetrie der Kennlinie,

2. Vorhandensein eines Sättigungsabschnittes.

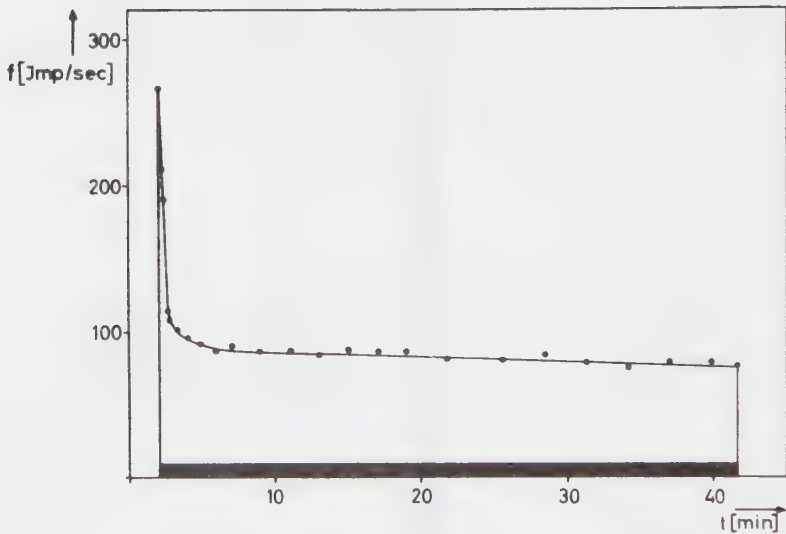


Abb. 16

Sprungantwort der Impulsrate auf eine sprungförmige Auslenkung des Haares (Anstiegszeit des Reizes 3 msec) um 21° . Aufgetragen wurden die Mittelwerte der Impulsraten aus je einer Sekunde. Die ersten drei Meßpunkte sind Mittelwerte aus je 0,15 sec.
Der schwarze Balken zeigt die Dauer des Reizes an.

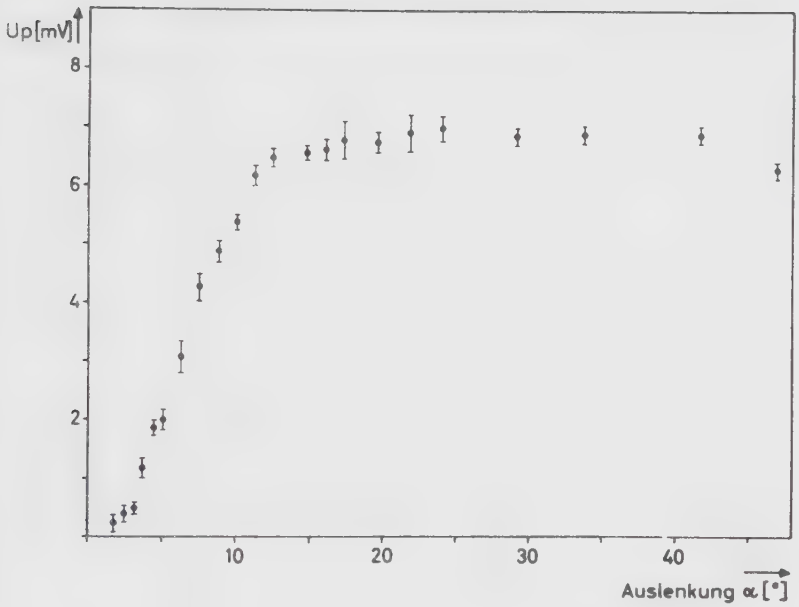


Abb. 17

Kennlinie des Sensillums. Gemessen wurde das Rezeptorpotential 1 sec nach Reizbeginn. Pro Mittelwert erfolgten 8 Messungen. Die Streuung um den Mittelwert ist eingezeichnet. Weitere Erklärungen im Text.

Bezeichnung	Auslenkbereich	$V_{abs} (mV/^\circ)$	$V_{rel} (s/^\circ)$	$U_s (mV)$
Anlaufbereich	$0^\circ \leq \alpha < 3^\circ$	0,145	2,13	---
Arbeitsbereich	$3^\circ \leq \alpha < 12,6^\circ$	0,66	9,6	---
Sättigungsbereich	$\alpha \geq 12,6^\circ$	---	---	6,8

Tab. 5

Die Daten der Kennlinie des Rezeptorpotentials.
 V_{abs} , V_{rel} = Übertragungsfaktoren, U_s = Potentialhöhe im Sättigungsbereich.
 Weitere Erklärungen im Text.

benutzen.

$$V_{rel} = \frac{V \cdot 100}{V_S \cdot \alpha} \quad (\% / ^\circ)$$

Die drei Bereiche der Kennlinie lassen sich bei allen untersuchten Sensillen feststellen, wobei die Eckwinkel und die relativen Übertragungsfaktoren nur geringfügig voneinander abweichen.

Der Kennlinienverlauf des Rezeptorpotentials gilt auch für die Impulsrate (Abb. 18). Die stationäre Impulsrate ist dem Rezeptorpotential in erster Näherung proportional. Es ist daher möglich, auf das stationäre Verhalten der Impulsrate aus dem Rezeptorpotential zu schließen und umgekehrt.

2. Reizrichtung (Richtungsdiagramm):

Wird das Haar um den gleichen Betrag in verschiedene Richtungen ausgelenkt, so erhält man eine von der Richtung abhängige Impulsrate (Abb. 19). Das Richtdiagramm besteht aus einer erregbaren und einer nicht erregbaren Hälfte. Es ist zur Krümmungsebene des Haares symmetrisch. Als Öffnungswinkel ω des Diagramms sei der Winkel definiert, der sich zwischen den beiden Halbwertsvektoren messen läßt. Die Beträge dieser Vektoren repräsentieren die Hälfte der maximalen Impulsrate ($B = 180^\circ$) des Diagramms. Der Öffnungswinkel des Diagramms (Abb. 19) beträgt $\omega = 162^\circ$. Die Impulsraten des Diagramms wurden bei maximaler Auslenkung ($\alpha_{max} = 38^\circ$) ermittelt. Stärkere Auslenkungen verformten den Haarschaft derart, daß an seiner Basis eine geringere Auslenkung, d.h. eine geringere Erregung des Senillums erfolgte. Der Öffnungswinkel ist von der Auslenkung abhängig. Er nimmt mit geringerer Auslenkung ab.

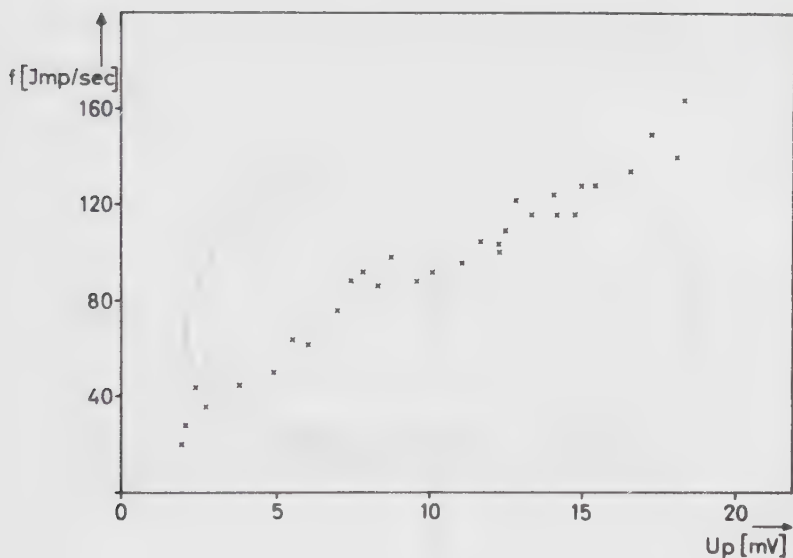


Abb. 18

Abhängigkeit der Impulsrate vom Betrag des Rezeptorpotentials. Impulsrate und Rezeptorpotential wurden 38 sec nach Reizbeginn bestimmt. Die Impulsrate wurde aus je 0,5 sec gemittelt.

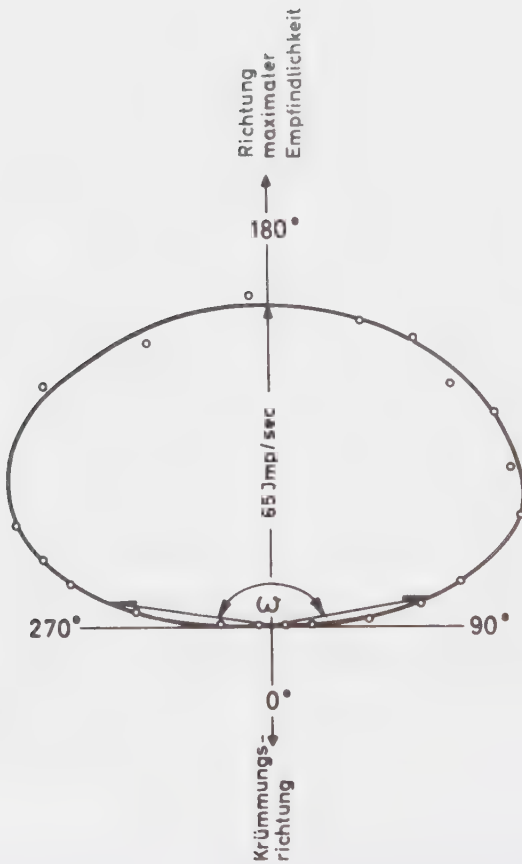


Abb. 19

Richtdiagramm eines Vencillums. Die Impulsraten wurden mit dem Ratemeter 45 sec nach Reizbeginn bestimmt. Weitere Erklärungen im Text.

3. Temperatur (Q_{10}):

Die stationäre Impulsrate ist bei konstantem Reiz in guter Näherung proportional zur Temperatur (Kurve f_4 in Abb. 20). Der Q_{10} beträgt für die stationäre Impulsrate $Q_{10} = 1,5$. Die Temperaturabhängigkeit für die Impulsraten, die sich aus den Impulsabständen zu Reizbeginn (dynamische Erregungsspitze; THURM, 1963) ergibt, unterscheidet sich nur unwesentlich vom stationären Zustand (Kurven $f_1 - f_3$ in Abb. 20).

F: D I S K U S S I O N

=====

Der allgemeine Verlauf der Sprungantwort des Rezeptorpotentials und der Impulsrate weicht auf den ersten Blick nicht von den Übergangsfunktionen anderer Mechanorezeptoren von Insekten ab (THURM, 1963; 1964; NICKLAUS, 1965). Er zeigt ein PD-Verhalten (proportional-differential). Eine genauere Betrachtung des Zeitverlaufs erbringt jedoch einige Unterschiede. So findet THURM (1964), daß der Abfall des Potentials von den Borstenfeld-Sensillen der Bienen nicht monoton erfolgt. Auch NICKLAUS (1965) kann im Abfall des Potentials der Fadenhaare bei *Periplaneta americana* drei Phasen unterscheiden. Das Potential bei den untersuchten Sensillen besitzt dagegen nur zwei Phasen im Bereich des Abfalls, die sich durch verschiedene Zeitkonstanten auszeichnen. Geringe Unterschiede weisen die Latenzen auf, die hier mit der direkten Registrierung des Reizes genau bestimmt werden konnten. Die Latenz bei Reizanstieg und Reizverminderung ist bei *Locusta* ungefähr gleich und beträgt 0,1 - 0,2 msec. THURM (1964) fand für den Reizanstieg 0,3 - 0,6 msec und für die Reizverminderung ungefähr 1 msec.

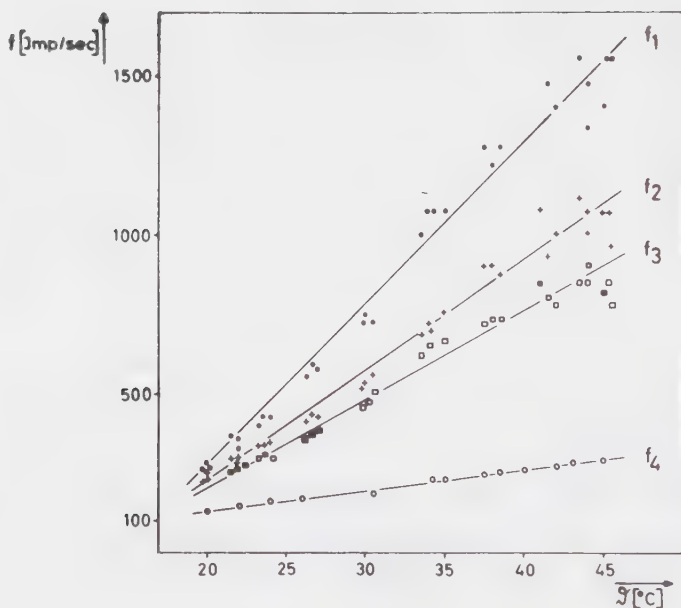


Abb. 20

Temperaturabhängigkeit der Impulsrate.

Geraden f_1 - f_3 : Die Impulsraten wurden aus dem Abstand zwischen

dem 1. und 2.,

dem 2. und 3.,

dem 3. und 4. Impuls nach Reizbeginn er-

mittelt (Sprungreiz, 3 msec Anstiegszeit, $\alpha = 15^\circ$).

Die zu diesen Geraden gehörenden Werte stellen Einzelmessungen dar. Die Gerade f_4 gibt die Temperaturabhängigkeit der Impulsrate 45 sec nach Reizbeginn an. Die Impulsraten dieser Meßreihe wurden mit dem Ratemeter bestimmt.

Nimmt man an, daß die formal unterscheidbaren Phasen des Potentialabfalles verschiedene Ursache haben (THURN, 1964), so weisen die gefundenen Differenzen im Potentialverlauf auf unterschiedliche Vorgänge bei der Potentialentstehung bei den verschiedenen Rezeptoren hin.

Die Unterschiede im stationären Verhalten des Rezeptorpotentials und der Impulsrate haben wahrscheinlich ihre Ursache in dem verschiedenen Bau der cuticulären Hartgebilde der Sensillen. In Tab. 6 sind die charakteristischen Größen der Kennlinien verschiedener Sensillen angegeben. Zwischen den Kennlinien von *Locusta* und *Periplaneta* besteht eine auffällige Übereinstimmung. Die Öffnungswinkel beider Richtdiagramme weichen jedoch stark voneinander ab, was auf die geringere Bewegungsfreiheit der Fadenhaare bei *Periplaneta* zurückzuführen ist (NICKLAUS, 1965). Beide Diagramme besitzen im Gegensatz zum Richtdiagramm der Borstenfeld-Sensillen von *Apis* eine nicht erregbare Hälfte.

Die Kennlinien und die Orientierung der Richtdiagramme der Kopfhaare sind bei *Locusta* ihrer biologischen Aufgabe angepaßt. Bei Windgeschwindigkeiten, die über die normale Fluggeschwindigkeit hinausgehen, werden die Haare nicht bis in den Bereich der Sättigung ausgelenkt. Der Begriff Arbeitsbereich findet damit seine Rechtfertigung.

	Locusta	Periplaneta (NICKLAUS, 1965)	Apis (THURM, 1963)
$V_{rel} (^\circ/p)$	9,6	9,7	0,18
$\lambda_{Eok,u} (^\circ)$	3,0	1,3	6,1
$\lambda_{Eok,o} (^\circ)$	12,6	12,0	56,0
$\omega (^\circ)$	162,0	98,0	247,0

Tab. 6

Die Daten der Kennlinie und des Richtdiagramms verschiedener Rezeptoren. Weitere Erklärungen im Text.

III. Analyse der Übergangsfunktion des Rezeptorpotentials

=====

A: E I N L E I T U N G

=====

Ein Blick auf die Übergangsfunktion des Rezeptorpotentials (Abb. 15) läßt ein ausgeprägtes PD-Verhalten erkennen; die Kennlinie (Abb. 17) kann daher das Zeitverhalten des Potentials in Abhängigkeit von der Auslenkung des Haares nur sehr unvollständig wiedergeben. Es ist auch nicht möglich, von dem in erster Näherung linearen Arbeitsbereich der Kennlinie auf ein lineares System zu schließen. Weitere Aussagen über das Verhalten des Rezeptorpotentials sind über eine Analyse der Sprungantwort unter Einbeziehung der dynamischen Phase möglich.

B: M E T H O D E N

=====

Versuchstiere, Präparation und Ableitungen wie in II. Die Beträge der auf Band gespeicherten Potentiale wurden in Abständen von 0,78 msec gemessen, digitalisiert und auf Lochstreifen gestanzt. Die Auswertung der Potentiale erfolgte im Leibniz - Rechenzentrum der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Die Rechenprogramme wurden in ALGOL und in FORTRAN IV geschrieben. Zeichnungen wurden von einer lochstreifengesteuerten Maschine (Zuse - Graphomat) ausgezeichnet.

ERGEBNISSE

Eine leicht meßbare Kenngröße der dynamische Phase des Rezeptorpotentials ist die Potentialamplitude U_A , die kurze Zeit ($t = t_A$) nach dem Beginn des Sprungreizes erreicht wird. Die Funktion $U_A = f(\alpha)$ verläuft ähnlich wie die Kennlinie $U_p = f(\alpha)$ (Abb. 21). Der Bereich der Sättigung beginnt für diese Kurve jedoch schon bei einer geringeren Auslenkung ($\alpha \approx 7,5^\circ$). Beide Kurven haben einen gemeinsamen Reizbereich, in dem sie in erster Näherung linear verlaufen ($3^\circ < \alpha < 7,5^\circ$). Aber auch in diesem Bereich zeigt das Sensillum ein nichtlineares Verhalten; die Nichtlinearität läßt sich in den reizabhängigen Zeitkonstanten der ersten Abfallphase der Sprungantworten erkennen (Abb. 22). Wird das Rezeptorpotential halblogarithmisch aufgetragen, so ergibt sich für die erste Abfallphase im Bereich $t_A \leq t \leq T$ eine Gerade (Abb. 23), d.h. die erste Abfallphase des Potentials verläuft nach einer e-Funktion. Die aus der Steigung der Geraden ermittelte Zeitkonstante τ_1 ist von der Auslenkung des Haares abhängig (Abb. 24). Der Zusammenhang zwischen der Zeitkonstante τ_1 und der Haarauslenkung α ergibt einen Verlauf, wie er bereits von der Kennlinie her bekannt ist. Der Beginn des Sättigungsabschnittes der Kurve $\tau_1 = f(\alpha)$ weicht nur geringfügig vom Eckwinkel $\alpha_{\text{Eck},0}$ ab. Der differentielle Anteil (D-Komponente) am Verlauf der Sprungantwort läßt sich nun als D-Glied mit Verzögerung erster Ordnung mit reizabhängigen Konstanten darstellen:

$$u_D(t) = U_A(\alpha) \cdot e^{-\frac{t-t_A}{\tau_1(\alpha)}} \quad \text{für } t \geq t_A.$$

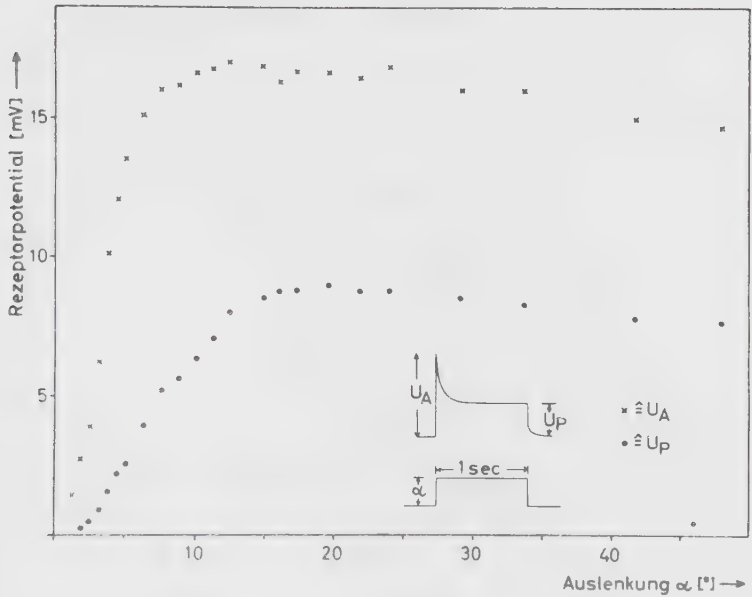


Abb. 21

Abhängigkeit der Amplitude U_A und des Plateau-Potentials U_P von der Auslenkung α .
Die eingetragenen Werte wurden aus je 8 - 10 Meßwerten gemittelt. Weitere Erklärungen im Text.

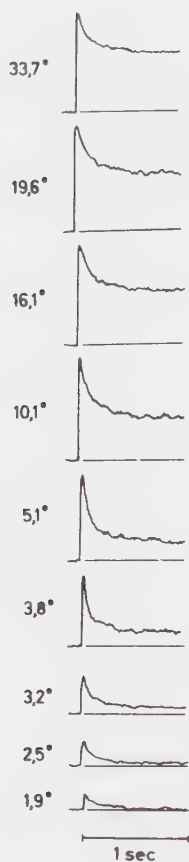


Abb. 22

Einige Übergangsfunktionen des Rezeptorpotentials bei verschiedenen Auslenkungen. Die Zeitkonstante der ersten Abfallphase ist von der Auslenkung abhängig.

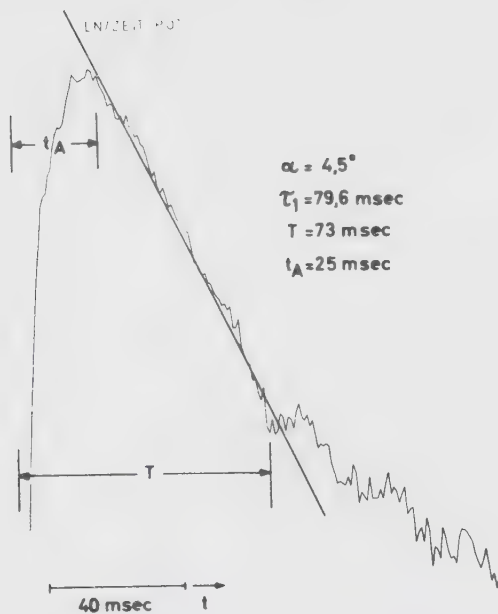


Abb. 23

Übergangsfunktion des Rezeptorpotentials in halb-logarithmischer Auftragung. Weitere Erklärungen im Text.

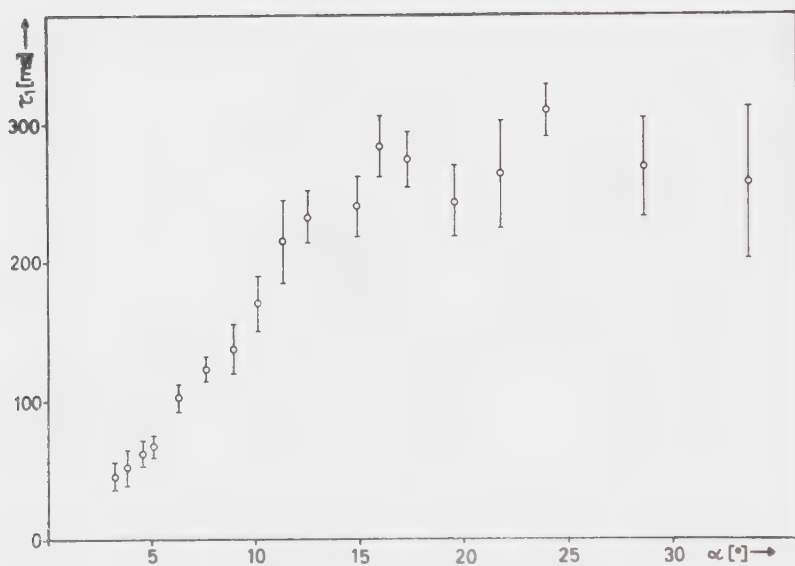


Abb. 24

Abhängigkeit der Zeitkonstante der ersten Abfallphase τ_1 von der Auslenkung des Haares α . Die eingetragenen Werte wurden aus je 8 - 10 Meßwerten gemittelt. Die Streuung um den Meßwert ist eingezeichnet. Weitere Erklärungen im Text.

Vom Beginn der zweiten Abfallphase ab ($t \geq T$) wird der D-Komponente eine weitere Komponente überlagert (Abb. 23). Wird die Differenz zwischen jedem Meßwert des Potentials und dem Potential des Plateaus U_p halblogarithmisch aufgetragen, so erhält man wieder eine Gerade. Unter der Annahme, daß sich beide Komponenten addieren, ergibt sich für die zweite Komponente eine e-Funktion der Form

$$K \left(1 - e^{-\frac{t}{\tau}} \right).$$

Dabei muß die Zeitkonstante τ dieser Funktion gleich der Zeitkonstante τ_1 der D-Komponente und $K = U_p$ sein.

Jetzt läßt sich der Zeitverlauf des Potentials nach dem Beginn der Abfallphase ($t \geq t_A$) vollständig beschreiben.

Einer D-Komponente mit Verzögerung erster Ordnung ist eine P-Komponente mit Verzögerung erster Ordnung additiv überlagert.

Die P-Komponente beginnt um die Verzugszeit $t = T - t_A$ verzögert gegenüber der D-Komponente. Die Zeitkonstanten beider Komponenten sind gleich und - wie auch die Konstanten U_A und U_p - vom Reiz abhängig (Abb. 21, 24).

Für $t \geq t_A$ läßt sich dann schreiben:

$$u(t) = \underbrace{U_A(\alpha) \cdot e^{-\frac{t}{\tau_1(\alpha)}}}_{\text{D-Komponente } u_D(t)} + \underbrace{U_p(\alpha) \cdot \left(1 - e^{-\frac{t - (T - t_A)}{\tau_1(\alpha)}} \right)}_{\text{P-Komponente } u_P(t)}.$$

Dabei gilt: $u_P(t) = 0$ für $t \leq T - t_A$.

Die Abhängigkeit der Verzugszeit $t = T - t_A$ von der Analektung α konnte bisher nicht sicher nachgewiesen werden. Sie ist jedenfalls - wenn vorhanden - sehr gering. Die Abb. 25 a und 25 b zeigen die vollständige Koordinatentransformation des analytisch erhaltenen

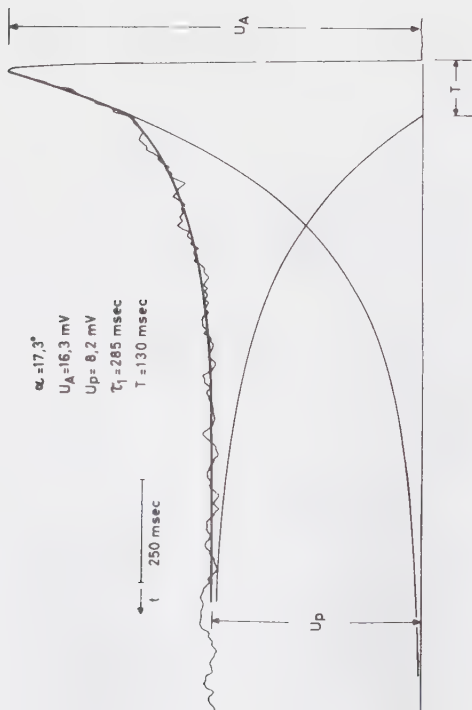


Abb. 25 a

Übergangsfunktion des Rezeptorpotentials mit eingezeichneten P- und D-Komponenten. Der dith gezeichnete Kurvenverlauf ergibt sich aus der Addition der beiden dünn gezeichneten e-Funktionen. Die Zeitachse verläuft von rechts nach links. Weitere Erklärungen im Text.

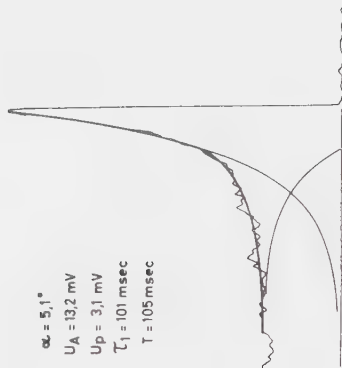


Abb. 25 b

Lesende und Maßstab wie in Abb. 25 a.

D: DISKUSSION

=====

Die Sprungantwort des Rezeptorpotentials entspricht formal der Übergangsfunktion eines PD-Systems mit einem Totzeitglied (Abb. 26). Das P- und das D-Glied besitzen je eine Verzögerung erster Ordnung. Die Konstanten dieser beiden Glieder sind reizabhängig. Nach der Einstellung des Reizes verhält sich der Rezeptor wie ein lineares System: Die Konstanten auf der rechten Seite der Gleichung $u(t)$ sind für $t \geq t_A$ zeitunabhängig. Die zeitunabhängigen Konstanten machen die Analyse des Potentialverlaufs im Bereich des Abfalls leicht. Wesentlich schwieriger wird die Beschreibung des Potentialverlaufs während der Anstiegs- und Abfallphase des Potentials nach einer Erhöhung bzw. Verminderung des Reizes. Die Konstanten werden dabei entsprechend den Reizzuständen verändert (Abb. 21, 24). Unbeantwortet bleibt die Frage, ob die Verzugszeit des P-Gliedes (in Abb. 26 als Totzeitglied dargestellt) eine echte Totzeit oder eine durch mehrere Verzögerungsglieder verursachte Verzugszeit ist. Das dem Potential überlagerte Rauschen läßt genauere Messungen zu Beginn der P-Komponente nicht zu. Hier werden weitere Untersuchungen mit anderen Testfunktionen (z.B. Sinusreize) Klarheit bringen.

Weitere Untersuchungen sind auch zur Klärung der Frage notwendig, ob sich den beiden formal unterscheidbaren Phasen des Potentialverlaufs physiologische Prozesse in der Sinneszelle zuordnen lassen. Die Tatsache, daß sich bei absterbenden Tieren zuerst die D-Komponente verringert, während die Kennlinie zunächst keine Veränderungen erkennen läßt, scheint darauf

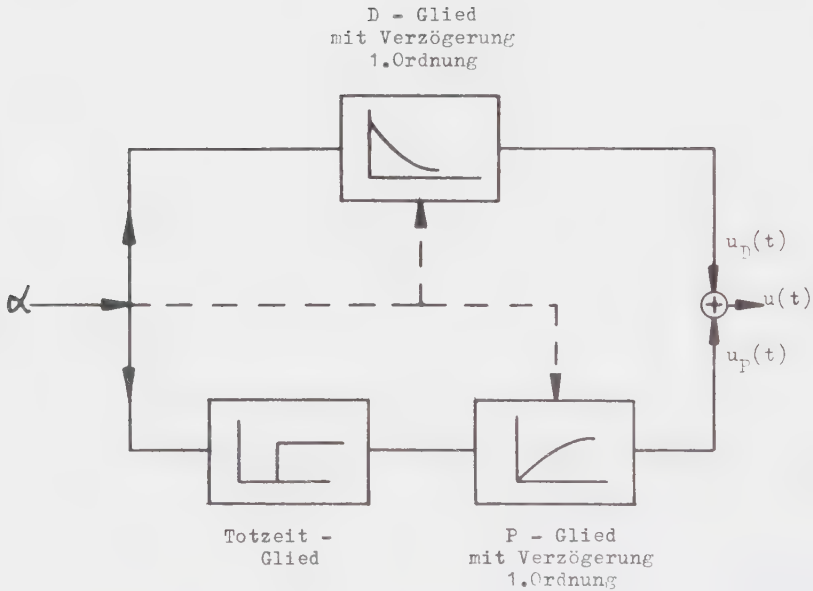


Abb. 26

Differentialgleichung des Rezeptors - dargestellt als PD-System mit Totzeitglied - für das Verhalten während der Abfallphase des Rezeptorpotentials. Die Konstanten des P - und des D - Gliedes sind reizabhängig, worauf die den Blöcken aufgesetzten Pfeile und die strichlierten Reizpfade hinweisen sollen. Weitere Erklärungen im Text.

hinzudeuten. THURM (1964) hat darauf hingewiesen, daß die erste Phase im Potentialabfall eine grundsätzliche Ähnlichkeit mit der Na-Leitfähigkeit während einer konstanten Depolarisation einer Nervenmembran aufweist.

IV. Bestimmung der ungestörten Impulsfolge

=====

A: B E I M I T U N G

=====

Der Nachrichtenträger für die vom Rezeptor proximalwärts fließende Information ist der Nervenimpuls. Seine Form und Größe ist im allgemeinen konstant. Daraus folgt, daß die Parameter Form und Amplitude keine Information übertragen können. Der einzige verfügbare Parameter zur Übertragung von Informationen ist das zeitliche Muster der Impulsfolge. Dabei wird einem analogen Signal am Rezeptoreingang durch eine Pulsabstandsmodulation eine zeitlicher Abstand zwischen zwei Impulsen am Rezeptorausgang zugeordnet. Eine mehrmalige Erregung des Rezeptors durch einen gleichbleibenden Reiz müßte bei einem störungsfreien Modulationsverfahren identische Impulsfolgen liefern; das ist aber nicht der Fall. Die stets vorhandenen regellosen Schwankungen des Rezeptorpotentials (Abb. 15, 25 a und 25 b) sind allein Ursache genug für die Ausbildung gestörter Impulsfolgen.

In diesem Teil der Arbeit wird die ungestörte Impulsfolge als Antwort auf einen Sprungreiz bestimmt.

B: H T N
=====

Versuchstiere, Präparation und Ableitungen wie in II.

Die auf Band gespeicherten Impulsfolgen wurden einem Hochpaß und einem Impulsabstands-Spannungsumsetzer zugeführt. Die dem Impulsabstand proportionale Spannung wurde gemessen, digitalisiert und auf Lochstreifen gestanzt. Die Auswertung der Daten erfolgte wieder im Leibniz-Rechenzentrum. Die Impulsfolgen wurden von einer lochstreifengesteuerten Maschine gezeichnet.

C: E R G E B N I S S E
=====

Zum k -ten Impuls ($k = 2, 3, 4, \dots$) einer Impulsfolge gehört ein Zeitintervall Δt_k . Dieses Intervall ist der zeitliche Abstand zwischen dem k -ten Impuls und dem ihm vorangehenden ($k-1$)-ten Impuls. Die Zeit zwischen dem ersten Impuls der Folge (wegen der geringen Latenz mit dem Reizbeginn gleichzusetzen) und dem k -ten Impuls sei t_k . Dann ist

$$\Delta t_k = t_k - t_{k-1} \quad (k = 2, 3, 4, \dots).$$

Wird Δt_k über t_k aufgetragen, so bekommt man einen Eindruck über die regellosen Schwankungen einer gestörten Impulsfolge (Abb. 27). Die störungsfreie Impulsfolge läßt sich bestimmen, wenn die statistischen Schwankungen durch Mitteln der Intervalle Δt_k vieler Impulsfolgen eliminiert werden. Man erhält dann die aus den gemittelten Intervallen Δt_{kM} bestehende ungestörte Impulsfolge (Abb. 28). Die bei der Bestimmung des Intervalls Δt_{kM}

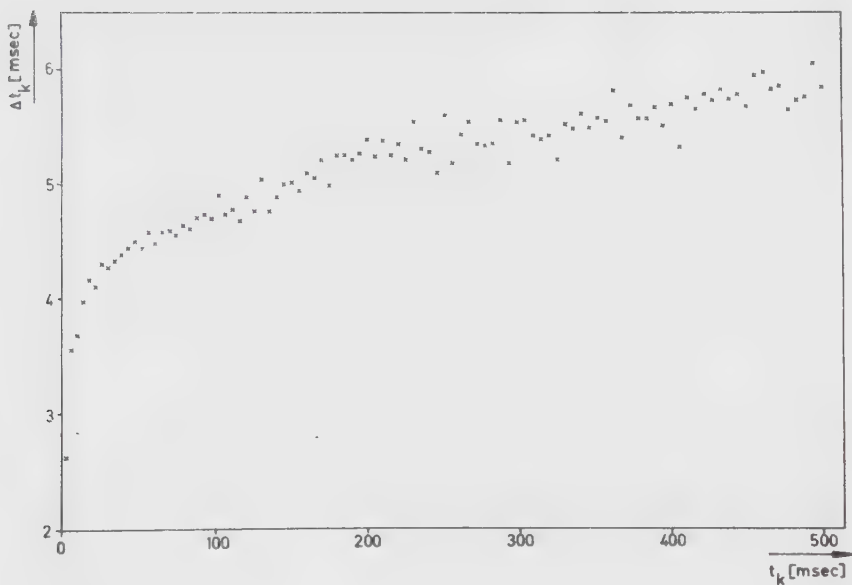


Abb. 27

Impulsfolge als Antwort auf einen Sprungreiz (3 msec Anstiegszeit). Aufgetragen ist der Betrag Δt_k des k -ten Impulsintervalls (Ordinate) zur Zeit t_k (Abszisse) für $k = 2, 3, 4, 5, \dots, 101$.

Dieses Beispiel stammt aus einer auf gleiche Reize erhaltenen Folge von Reizantworten, deren mittlere Intervalle in Abb. 28 gezeigt werden. Weitere Erklärungen im Text.

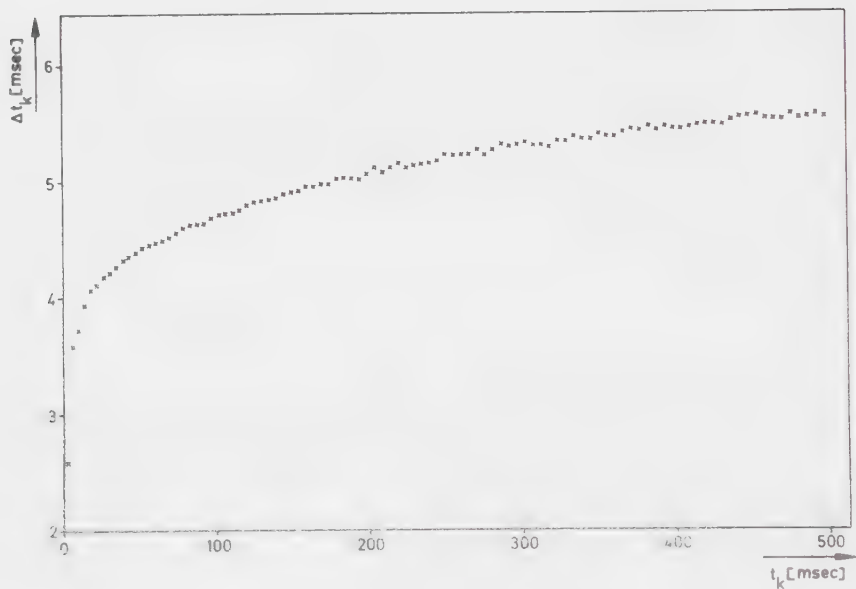


Abb. 28

Störungsfreie Impulsfolge als Sprungantwort eines Sensillums. die eingetragenen Werte wurden durch Mittelwertbildung der k -ten Intervalle von 26 Antworten auf gleiche Reize erhalten. Weitere Erklärungen im Text und in der Legende von Abb. 27.

ermittelte Streuung der Schwankungsverteilung ist dann ein Maß für den Grad der Störung. Tab. 7 enthält die Streuung und den Schwankungsbereich für einige Intervalle Δt_{kM} aus der in Abb. 28 gezeigten Folge. Die Schwankungsverteilung für drei Intervalle aus der gleichen Folge zeigt Abb. 29.

D: DISCUSSION

=====

Die gemessenen Sprungantworten des Rezeptorpotentials und der Impulsrate sind mit statistischen Schwankungen behaftet. Diese Störungen erschweren die quantitative Beschreibung des Zeitverlaufs der Potentiale. Sie können durch Mittelwertbildung eliminiert werden. Der ungestörte Verlauf des Rezeptorpotentials läßt sich analytisch bestimmen. Der zeitliche Verlauf der ungestörten Impulsfolge kann mit Hilfe von Näherungsverfahren in Form einer Potenzfunktion sehr genau beschrieben werden. Die statistischen Schwankungen in der am Ausgang des Rezeptors gemessenen Impulsfolge können als die Summe aller Störungen betrachtet werden, die in der Übertragungskette zwischen Reiz und fortgeleiteten Aktionspotentialen auftreten. Aus den Intervallen Δt_{kM} der ungestörten Impulsfolge und der zu ihnen gehörenden Streuung lassen sich einige für den Rezeptor charakteristische informationstheoretische Größen berechnen (FÄRBER, 1968). Der Informationsfluß durch den Rezeptor läßt sich dann formal in Form eines Blockbildes darstellen (Abb. 30). Der zeitliche Verlauf jeder Größe am Ein- und Ausgang eines jeden Blockes ist quantitativ beschreibbar.

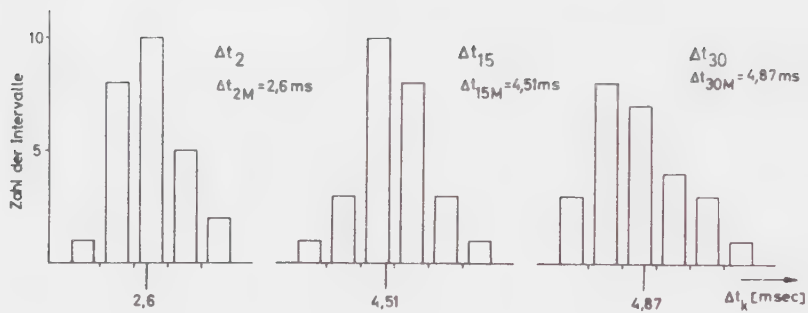


Abb. 29

Schwankungsverteilung einiger mittlerer Intervalle Δt_{kM} .
Weitere Erklärungen im Text.

NR	SUM	MIT	FRE	STA	VAR	MAX	MIN	BER
1	2,6	2,60	385.14	0,009	0,094	2,77	2,31	0,46
2	6,2	3,61	277.11	0,007	0,082	3,75	3,43	0,32
3	10,0	3,75	266.94	0,007	0,083	3,90	3,56	0,35
4	13,9	3,97	252.41	0,005	0,070	4,08	3,82	0,26
5	18,0	4,10	243.76	0,002	0,048	4,19	4,02	0,17
6	22,2	4,14	241.45	0,005	0,071	4,26	4,00	0,26
7	26,4	4,24	235.93	0,008	0,088	4,46	4,06	0,40
8	30,7	4,25	235.18	0,004	0,061	4,36	4,09	0,27
9	35,0	4,30	232.48	0,006	0,077	4,54	4,19	0,36
10	39,3	4,36	228.15	0,005	0,072	4,52	4,18	0,33
46	212,6	5,12	195.44	0,022	0,147	5,38	4,80	0,59
47	217,7	5,16	193.84	0,021	0,146	5,49	4,81	0,68
48	222,9	5,21	191.94	0,030	0,174	5,55	4,88	0,68
49	226,1	5,16	193.84	0,023	0,150	5,40	4,91	0,49
50	233,3	5,18	193.12	0,038	0,195	5,55	4,82	0,73
51	238,5	5,19	192.77	0,033	0,181	5,56	4,90	0,67
52	243,7	5,20	192.36	0,023	0,151	5,43	4,87	0,56
53	246,9	5,22	191.70	0,016	0,125	5,48	4,94	0,52
54	254,1	5,27	189.64	0,031	0,175	5,61	4,87	0,74
55	259,4	5,26	190.03	0,020	0,140	5,48	4,89	0,58
91	455,0	5,60	178.64	0,031	0,177	5,91	5,27	0,64
92	460,6	5,61	178.14	0,028	0,168	5,96	5,27	0,69
93	466,2	5,58	179.24	0,050	0,240	5,99	5,20	0,79
94	471,8	5,57	179.42	0,034	0,185	5,93	5,26	0,67
95	477,3	5,57	179.62	0,071	0,266	6,00	5,04	0,95
96	483,0	5,64	177.19	0,055	0,235	6,07	5,27	0,80
97	488,5	5,58	179.23	0,035	0,187	5,94	5,19	0,75
98	494,1	5,59	178.74	0,050	0,241	6,31	5,13	1,18
99	499,8	5,62	177.93	0,053	0,231	6,06	5,05	1,01
100	505,4	5,59	178.73	0,044	0,209	5,93	5,24	0,68

Tab. 7

Das Rechnerprotokoll gibt einen Überblick über die Störungen der Impulsfolgen. Die Daten wurden bei der Ermittlung der störungsfreien Impulsfolge aus 26 Sprungantworten auf identische Reize berechnet. Weitere Erklärungen im Text.

NR = Impulsnummer, k ergibt sich aus $k = NR + 1$ ($k = 2, 3, \dots$),

SUM = t_k (msec), FIT = Δt_{kM} (msec),

FRE = $1/\Delta t_{kM}$ (Imp/sec), STA = Streuung (Standardabweichung),

VAR = Varianz,

MAX = Größtes Intervall Δt_k (Δt_{kmax}),

MIN = Kleinstes Intervall Δt_k (Δt_{kmin}),

BER = $\Delta t_{kmax} - \Delta t_{kmin}$ (msec).

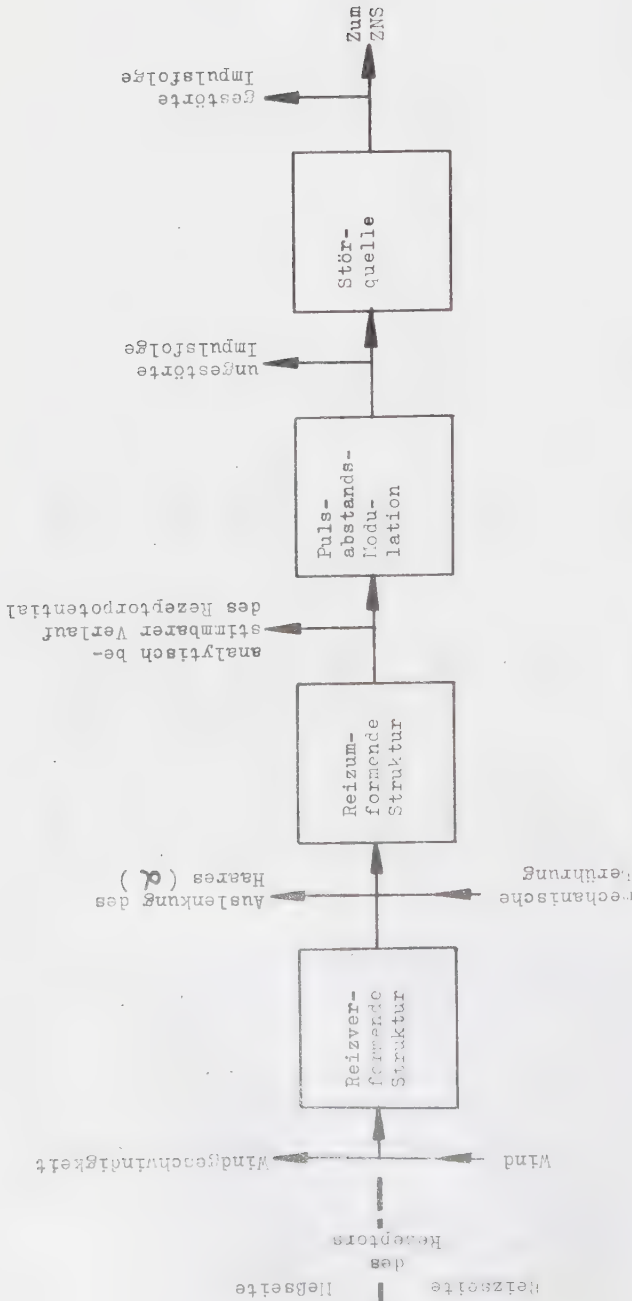


Abb. 30

Formale Darstellung des Informationsflusses durch die untersuchten Sensillen. Der ungestörte Verlauf des Rezeptorpotentials und der Impulsfolge als Antwort auf eine sprunghafte Auslenkung des Haares läßt sich durch Messungen am Rezeptor bestimmen. Die in der Impulsfolge auftretenden statistischen Schwankungen haben ihre Ursache in den auf die Kette zwischen Reiz und sensorischen Nervenimpulsen verteilten Störungen. Die bestimmende Störung der Impulsfolge wird als die Summe aller Störungen betrachtet. Die läßt sich dann formal in einer Störquelle zusammenfassen und an das Ende der bis dahin störungsfreien Übertragungskette setzen.

L I T E R A T U R V E R Z E I C H N I S

Bilo, D.

Untersuchungen über die Flugbiophysik von Kleinvögeln.
Dissertation a. d. Nat. Fak., Universität München (1969).

Canhi, J.

Locust wind receptors. I. Transducer mechanics and sensory response.
J. exp. Biol. 50, 335-348 (1969 a).

Locust wind receptors. II. Interneurons in the cervical connective.
J. exp. Biol. 50, 349-362 (1969 b).

Locust wind receptors. III. Contribution to flight initiation
and lift control.
J. exp. Biol. 50, 363-373 (1969 c).

Dubs, F.

Aerodynamik der reinen Unterschallströmung.
Verlag Birkhäuser, Basel/Stuttgart (1954).

Färber, G.

Berechnung und Messung des Informationsflusses der Nervenfasern.
Kybernetik 5, 1. 17-29 (1968).

Guthrie, D. R.

Observations on the nervous system of the flight apparatus
in the locust *Schistocerca gregaria*.

Quart. J. micr. Sci. 105 (2), 183-201 (1964).

The function and fine structure of the cephalic airflow
receptor in *Schistocerca gregaria*.

J. Cell Sci. 1, 463-470 (1966).

Haskell, P.T.

Physiology of some wind-sensitive receptors of the desert
locust (*S. gregaria*).

Proc. 15th Int. Congr. Zool. (London 1958), 960-961 (1959).

The sensory equipment of the migratory locust.

Symp. Zool. Soc. London 3, 1-23 (1960).

Hoffmann, C.

Bau und Funktion der Trichobothrien von *Uroscorpius
carpathicus* L.

Z. vergl. Physiol. 54, 290-352 (1967).

Mallory

in: Romeis, B.

Mikroskopische Technik.

Verlag R. Oldenbourg, München/Wien, 363-370 (1968).

Nicklaus, R.

Die Erregung einzelner Fadenhaare von *Periplaneta americana*
in Abhängigkeit von der Größe und Richtung der Auslenkung.

Z. vergl. Physiol. 50, 331-362 (1965).

Sviderskii, V.

Elektrical activity in receptors concerned with maintainance
of flight in locusts.

Dokl. Akad. Nauk SSSR 172 (5), 1230-1233 (1967), (Russisch).

Central transformation of impulses sent by the head receptors
to the neurons of wing muscles in the locust.

Dokl. Akad. Nauk SSSR 183, 486-489 (1968), (Russisch).

Thurm, U.

Die Beziehungen zwischen mechanischen Reizgrößen und stationären
Erregungszuständen bei Borstenfeld-Sensillen von Bienen.

Z. vergl. Physiol. 46, 351-382 (1963).

Das Rezeptorpotential einzelner mechanorezeptorischer
Zellen von Bienen.

Z. vergl. Physiol. 48, 131-156 (1964).

Weis-Fogh, T.

An aerodynamic sense organ stimulating and regulating flight
in locusts.

Nature, London 164, 873-874 (1949).

An aerodynamic sense organ in locusts.

8th Congr. intern. Entomol. 1948, 584-588 (1950).

Biology and physics of locust flight.

II. Flight performance of the desert locust (*Schistocerca greg.*).

Phil. Trans. B 239, 459-510 (1956 a).

Biology and physics of locust flight.

IV. Notes on sensory mechanisms in locust flight.

Phil. Trans. B 239, 553-584 (1956 b).

Molbarcht, L. G.

Electrical characteristics of insect mechanoreceptor.

J. gen. Physiol. 44, 189-204 (1964).

Lebenslauf des ULRICH SMOLA

=====

Geboren am 15. September 1937 in Schloßberg/Ostpreußen.

1944 - 1952 Volksschulbesuch,

1952 - 1958 Oberschule Wittstock/Dosse, Oberreal-
schulen in Traunstein und Pfarrkirchen,

1958 Reifeprüfung,

1960 6-monatiges Industriepraktikum,

1960 - 1964 Studium der Elektrotechnik an den Technischen
Hochschulen in Aachen und München,

1964 Diplomhauptprüfung,

Seit 1966 Beginn der Dissertationsarbeit bei
Prof. Dr. H. Autrum am Zoologischen
Institut der Universität München,
Aufbaustudium der Biologie.

